

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

par
Mario Beaudoin

EFFET DU COUVERT VÉGÉTAL EN CHAMP ABANDONNÉ
SUR L'ÉTABLISSEMENT DES PLANTULES LIGNEUSES

Le 28 janvier 1997

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

RÉSUMÉ

Les différentes communautés végétales qui se succèdent durant la succession forestière des champs abandonnés sont réglées par les facteurs qui contrôlent l'établissement et la croissance de chacune des espèces. Connell et Slatyer (1977) émettent l'hypothèse que les espèces en place peuvent faciliter, tolérer ou inhiber le recrutement des différentes espèces présentes dans l'environnement. La *facilitation* représente le schéma de remplacement classique où chaque cortège successif d'espèces occupant le site tend à rendre l'environnement moins favorable à sa propre survie et plus favorable à l'implantation et à la croissance complète de ses successeurs. Dans le modèle de *tolérance*, les modifications de l'environnement provoquées par les premiers colonisateurs n'ont aucun effet sur la vitesse de remplacement et de croissance des espèces ultérieures, tandis que dans le modèle d'*inhibition*, les premiers occupants inhibent l'invasion des lieux par d'autres espèces. Ces hypothèses ont déjà été examinées mais peu d'études ont testé les modèles de Connell et Slatyer (1977) en fonction des divers couverts de végétation d'un même champ. J'ai donc testé la facilitation, l'inhibition ou la tolérance pour différents couverts de végétation dans un champ abandonné, en comparant la germination dans un milieu désherbé avec celle observée là où la végétation est intacte.

J'ai sélectionné un champ abandonné près d'une forêt mixte à Mont-Carmel (Québec). Les espèces ligneuses choisies étaient

abondantes dans la forêt. J'ai sélectionné deux gymnospermes et deux angiospermes dont les semences sont dispersées par le vent car ce mode de dispersion est très répandu et offre de bonnes possibilités aux semences de se retrouver dans le champ. De plus, pour chaque taxon, j'ai sélectionné une espèce avec de petites semences et l'autre avec de grosses semences puisque ce critère peut influencer les conditions de germination (Leishmann et Westoby 1994 ; Osunkoya *et al.* 1994). Les espèces sélectionnées avec de petites semences étaient : *Picea mariana* (Mill.) BSP. (épinette noire) et *Betula populifolia* Marsh. (bouleau gris), alors que celles qui ont de grosses semences étaient : *Pinus strobus* L. (pin blanc) et *Acer rubrum* L. (érable rouge).

Dans le champ, abandonné depuis 1987, j'ai distingué quatre couverts de végétation. Le premier couvert "dénudé" est pratiquement dépourvu de toute végétation, le second, "feuilles larges", est principalement composé de fraisiers, d'épervières et de verges d'or, le troisième, "feuilles étroites" est principalement occupé par des graminées et les bouleaux gris dominant le couvert "ligneux".

Pour vérifier l'effet du couvert de végétation, j'ai enlevé la litière et coupé la végétation le plus près possible du sol dans des secteurs adjacents à chacun des couverts de végétation. Les semences des quatre espèces ligneuses y ont été déposées. La germination a ensuite été comparée entre les secteurs désherbés et les contrôles pour chaque couvert de végétation. De plus, pour éviter que les semences ne soient dévorées par les petits mammifères, tous les

dispositifs ont été insérés à l'intérieur de cages.

Les semences du bouleau gris n'ont pas germé dans aucun de mes dispositifs. Ses petites semences ont été déplacées par le vent dans les milieux désherbés et, dans les autres milieux, le couvert de végétation a créé de l'ombre qui a inhibé la germination de cette espèce. J'ai donc ignoré cette espèce lors des tests statistiques.

Peu importe le couvert de végétation, l'épinette noire et l'érable rouge germent mieux en présence de végétation. Le pourcentage de germination du pin blanc est semblable avec ou sans végétation. Le couvert de végétation ligneuse, composé à 80 % de bouleau gris, améliore significativement la germination de toutes les espèces étudiées.

La survie post germinatoire de toutes les espèces est améliorée sous le couvert de bouleau gris. La présence de végétation n'affecte pas la survie post germinatoire du pin blanc et de l'érable rouge mais elle diminue la survie des plantules d'épinette noire.

La hauteur des plantules d'épinette noire n'est pas influencée par la présence de la végétation. Toutefois, les plants de pin blanc sont plus hauts là où la végétation a été enlevée et les plants d'érable rouge sont plus hauts en présence de végétation.

Le couvert de bouleau gris constitue un excellent abri pour les

espèces intermédiaires de la succession. Il semble faciliter (Connell et Slatyer 1977) l'établissement des plantules ligneuses du moins pour les premières années des espèces étudiées et dans les conditions environnementales qui ont prévalu lors de mon étude.

REMERCIEMENTS

Je désire remercier en tout premier lieu ma directrice de maîtrise, Madame Lucie Maillette, pour sa très grande générosité. Par ses critiques constructives, elle a su me guider de façon objective et m'encourager pendant ces deux années.

Je remercie également Monsieur Antoine Aubin qui m'a si judicieusement conseillé dans l'analyse statistique de mes données et Monsieur Alain Maire pour son assistance administrative.

La recherche a été financée par une subvention de l'Université du Québec à Trois-Rivières que je remercie.

Je suis très reconnaissant à Patrick Lauzière, Marcel Binet, Pascale Dombrowski et Josiane Duchaine pour leur aide apportée à la réalisation des travaux, tant sur le terrain qu'en laboratoire.

En terminant, je remercie d'une façon toute particulière ma compagne Anne-Marie qui a su m'apporter assistance et encouragement dans la réalisation de cette recherche.

TABLE DES MATIERES

Page

RÉSUMÉ.....	ii
REMERCIEMENTS.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	x
LISTE DES FIGURES.....	xiii
CHAPITRES	
1.0 INTRODUCTION.....	1
1.1 Types de succession.....	1
1.2 Succession d'un champ abandonné.....	3
1.3 Mécanismes de la succession.....	5
1.3.1 Floristique de relais (Clements 1916).....	5
1.3.2 Composition floristique initiale (Egler 1954).....	8
1.3.3 Modèles de Connell et Slatyer (1977).....	9
1.3.4 Continuum alternatif de Grime (1979).....	12
1.3.5 Disponibilité des ressources (Tilman 1982).....	13
1.3.6 Causes, processus et facteurs de la succession (Pickett <i>et al.</i> 1987).....	14
1.4 Facteurs qui influencent la germination.....	16
1.5 Hypothèses.....	20

2.0	MÉTHODES	22
2.1	Description du site d'étude.	22
2.2	Inventaire végétal	24
2.2.1	Forêt.	24
2.2.2	Champ.	28
2.3	Caractéristiques du milieu.	35
2.3.1	Analyse de sol.	37
2.3.2	Luminosité.	40
2.3.3	Biomasse.	43
2.4	Sélection des espèces testées.	45
2.5	Récolte des graines.	48
2.6	Tests de germination	48
2.7	Dispositif expérimental.	49
2.8	Déplacement des semences à l'intérieur des dispositifs expérimentaux.	53
2.9	Tests statistiques.	55

3.0	RÉSULTATS	56
3.1	Pourcentage de germination.	56
3.2	Survie post germinatoire.	63
3.3	Hauteur des plantules.	67
4.0	DISCUSSION	71
4.1	Germination.	71
4.2	Survie post germinatoire.	76
4.3	Hauteur des plantules.	80
4.4	Succession.	82
	RÉFÉRENCES	85
	ANNEXES	
1.	Photo aérienne de 1993 incluant le champ abandonné à Mont-Carmel utilisé pour l'étude de la succession végétale. .	94
2.	Carte forestière de 1976 incluant le champ abandonné à Mont-Carmel utilisé pour l'étude de la succession végétale. .	95

LISTE DES TABLEAUX

Tableaux	Page
1. Résumé des mécanismes de la succession de Connell et Slatyer (1977).	10
2. Sommaire hiérarchique des causes, processus et facteurs de la dynamique de la végétation (de Pickett et al. 1987).	15
3. Inventaire forestier des tiges ligneuses effectué à Mont-Carmel en 1994.	27
4. Fréquence d'observation des espèces végétales présentes en forêt dans dix quadrats de 1/25 hectare, en mai 1994 à Mont-Carmel	29
5. Fréquence et pourcentage de recouvrement des espèces végétales rencontrées dans le champ, en août 1994 à Mont-Carmel.	32
6. Pourcentage de recouvrement et fréquence des espèces végétales rencontrées dans le champ en fonction du couvert de végétation, en août 1994 à Mont-Carmel.	33
7. Pourcentage de recouvrement moyen de groupes végétaux sous différents couverts de végétation, en août 1994 à Mont-Carmel.	34
8. Indices climatologiques provenant de la station de Shawinigan : moyenne de 1961 à 1990, valeurs pour 1994 et 1995.	36
9. Pourcentage de particules de sable, limon et argile déterminé par la méthode hydromètre en 1994 à Mont-Carmel, sous différents couverts de végétation pour les quinze premiers centimètres de sol	38

Tableaux	Page
10. pH du sol à l'eau pour différents couverts de végétation dans un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1994.	39
11. Pourcentage d'humidité du sol, en 1994 à Mont-Carmel, dans un champ abandonné sous différents couverts de végétation.	41
12. Radiation photosynthétiquement active (P.A.R.) prise au sol et à 1,3 mètre du sol sous différents couverts de végétation d'un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1994.	42
13. Masse de la végétation séchée à 80° C pendant 24 heures ou plus sous différents couverts de végétation, dans un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1994.	44
14. Caractéristiques de la germination et de la phénologie des quatre espèces ligneuses à l'étude.	46
15. Analyse de variance du pourcentage de germination en fonction du traitement, de l'espèce et du couvert de végétation, en 1994 et 1995 à Mont-Carmel.	58
16. Analyse de variance du pourcentage de germination en fonction du traitement et du couvert de végétation, en 1994 et 1995 à Mont-Carmel.	60
17. Pourcentage de germination de l'épinette noire dans un champ abandonné à Mont-Carmel en 1994, sous différents couverts de végétation.	61
18. Pourcentage de germination du pin blanc dans un champ abandonné à Mont-Carmel en 1994, sous différents couverts de végétation.	62

Tableaux

Page

19. Pourcentage de germination de l'érable rouge dans un champ abandonné à Mont-Carmel en 1994, sous différents couverts de végétation.64
20. Analyse de variance du pourcentage de survie post germinatoire en fonction du traitement, de l'espèce et du couvert de végétation, en 1994 et 1995 à Mont-Carmel. . . .68

LISTE DES FIGURES

Figures	Page
1 : Localisation géographique de la municipalité de Mont-Carmel où est situé le champ abandonné utilisé pour l'étude de la succession végétale.	23
2. Nombre total de tiges par hectare de feuillus et de résineux observées en mai 1994 à Mont-Carmel.	26
3. Schéma représentant la distribution des différents groupes de végétaux à l'intérieur du champ sélectionné.	30
4. Étapes de germination des quatre espèces à l'étude ou d'espèces du même genre.	47
5. Disposition des graines d'une espèce à l'intérieur des dispositifs de chacun des blocs.	51
6. Dispositif utilisé pour vérifier l'effet du couvert végétal sur la germination et la croissance des jeunes plants de quatre espèces d'arbres.	52
7. Nombre moyen de semences qui restent dans les pétris, sur un maximum de cinq, après une exposition de cinq jours aux intempéries du terrain à Mont-Carmel en juillet 1994. . .	54
8. Pourcentage de germination, dans un champ abandonné, de trois espèces ligneuses en fonction du couvert de végétation et du traitement, en 1994 à Mont Carmel.	57
9. Nombre de plants vivants, issus de 100 semences de trois espèces ligneuses après deux années de croissance dans un champ abandonné, en fonction de différents couverts de végétation et du traitement, à Mont-Carmel en 1995.	65

Figures

Page

10. Pourcentage de survie post germinatoire de trois espèces ligneuses, après deux années de croissance dans un champ abandonné, en fonction de différents couverts de végétation et du traitement, à Mont-Carmel en 1995.66
11. Survie post germinatoire en fonction du couvert de végétation et de l'espèce dans un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1995.69
12. Hauteur des plantules ligneuses le 11 août 1995 après deux saisons de croissance dans un champ abandonné à Mont-Carmel.70

1.0 INTRODUCTION

1.1 Types de succession

La succession végétale est définie par Parent (1990) comme la succession chronologique des communautés végétales sur une même surface au sein d'un écosystème dynamique. La composition floristique varie avec le climat et, comme le climat fluctue avec le temps, la végétation suit le même cycle (Deacon et Lancaster 1990). L'échelle du temps est un facteur à considérer dans l'étude de la succession. Ainsi, en une dizaine d'années, on peut ne pas observer de changement dans la composition et la structure d'une communauté végétale. Par contre, si l'on augmente l'échelle du temps à plusieurs millénaires, la composition et la structure de la végétation ne sont pas stables (Huntley 1990). Par exemple, en Amérique du Nord, après le retrait des glaciers, la forêt a monté lentement vers le nord. C'est le cas du *Pinus contorta* Dougl. qui a parcouru 2,200 km en 12,000 ans (Pielou 1991). Sur une échelle de temps plus courte, la succession débute suite au feu ou à une autre perturbation cyclique ou non. Par exemple, l'occurrence des feux de cime dans l'Ouest du Minnesota aux États-Unis a varié entre 8 et 45 ans depuis les derniers 750 ans, probablement en réponse aux variations climatiques (Clark 1990).

On peut classer les successions selon diverses modalités. La succession primaire est le développement de la végétation sur un substrat récemment formé et dépourvu de matière organique, comme la

lave après une éruption volcanique ou la roche mère après le retrait d'un glacier (Glenn-Lewin *et al.* 1992). La succession secondaire concerne la constitution d'une communauté végétale mature sur un substrat antérieurement perturbé comme la réapparition d'une forêt après un feu ou dans un champ abandonné (Barbour *et al.* 1987). Les successions autogéniques proviennent d'un processus biotique s'exerçant à l'intérieur de l'écosystème. Elles impliquent des forces et des mécanismes internes comme la compétition et la modification du sol par les plantes (Tansley 1935). Les successions allogéniques résultent de l'influence de facteurs perturbateurs d'origine extérieure à l'écosystème, comme le feu ou l'exploitation forestière (Ramade 1984).

Une sère est la séquence complète d'une succession (Ramade 1984). On distingue deux types de sère : la sère progressive qui implique la progression d'une communauté pionnière vers une communauté bien développée, mature et peut-être stable. Comme exemple on peut citer le cas de la reconstruction de la forêt suite à l'abandon d'un champ. La sère régressive, à l'opposé, tend vers une communauté possédant de moins en moins d'espèces, de biomasse et de productivité (Glenn-Lewin *et al.* 1992). Iversen (1964) associe les séries régressives au changement à long terme de l'environnement physique, comme le lessivage du sol ou l'élévation du niveau de la nappe phréatique.

1.2 Succession d'un champ abandonné

L'étude qui suit porte sur la succession en champ abandonné, soit une succession secondaire à sère progressive. Au Québec, comme ailleurs au Canada, l'industrialisation autour des années 1930 a fait migrer les populations des campagnes vers les villes et, par le fait même, des champs par milliers ont été abandonnés (Hamelin 1976). Plus récemment, des terres cultivées ont encore été abandonnées pour leur rendement affaibli par l'exploitation agricole, qui entraîne une diminution des éléments minéraux et un appauvrissement des organismes du sol essentiels à la croissance des plantes. Un apport constant d'engrais tend à stabiliser le rendement de l'agriculture mais laisse les sols pauvres lors de l'abandon.

La succession en champ abandonné a particulièrement été bien étudiée dans la partie est de l'Amérique du Nord, dans la région du Piedmont des Appalaches américaines en Caroline du Nord. Plusieurs écologistes (Oosting 1942; Keever 1950; Christensen et Peet 1981) ont examiné le remplacement d'espèces des annuelles à la forêt mature de cette région. La séquence typique de la végétation dominante est :

Annuelles	→	Herbacées	→	Arbustes	→	Arbres de début de succession	→	Arbres de fin de succession
Bisannuelles		Vivaces						

Un an après l'abandon, un échantillonnage dans plusieurs champs démontre qu'environ 35 espèces, toutes des annuelles ou des

bisannuelles dominant le couvert de végétation. Ces espèces à croissance rapide sont représentées par *Ambrosia artemisiifolia* L. et *Conyza canadensis* (L.) Cronquist. Elles sont vite remplacées par des espèces qui croissent moins rapidement mais qui sont beaucoup plus compétitives comme les herbacées vivaces et les arbustes. Trois ans après l'abandon, la diversité spécifique diminue à cause de la présence d'une herbacée vivace (*Andropogon virginicus* L.) qui va dominer pendant plusieurs années.

En même temps, trois à cinq ans après l'abandon du champ, des jeunes pousses de pins (*Pinus taeda* L., *Pinus echinata* Mill.) apparaissent. Elles formeront un couvert dense environ dix ans après l'abandon. À mesure que les pins croissent, la densité d'*Andropogon virginicus* L. diminue, car cette dernière semble incapable de rivaliser pour s'approprier les ressources. Par la suite, la mortalité des pins surcimés entraîne une diminution de la densité. Cet environnement compétitif limite le recrutement de nouveaux pins au détriment de d'autres espèces plus tolérantes à l'ombre. Ainsi, environ 60 ans après l'abandon du champ, des jeunes arbres d'érable, de chêne, de caryer et d'autres espèces apparaissent sous le couvert de pin. La plupart des pins dominants vont mourir entre 75 et 125 ans et une nouvelle cohorte d'espèces plus tolérantes aux ressources limitées du milieu vont dominer. Ainsi, 200 ans après l'abandon, la forêt qui résulte de la succession est dominée par les chênes, les caryers avec quelques pins qui persistent encore.

La succession dans la région du Piedmont n'est certes pas identique à celle d'autres régions, mais elle donne une base pour comprendre et établir des théories sur les tendances générales de la succession. Plusieurs auteurs ont proposé des théories sur les mécanismes qui régissent le remplacement des espèces et, dans les pages qui suivent, je vais en faire une brève revue.

1.3 Mécanismes de la succession

1.3.1 Floristique de relais (Clements 1916)

Une des premières théories sur la succession est celle de Clements (1916) qui la décompose en six étapes:

1. la nudation : la création d'une surface dénudée ou partiellement dénudée causée par une perturbation qui initie la succession;
2. la migration des végétaux dans les sites;
3. l'établissement des végétaux dans les sites;
4. la compétition : l'interaction des organismes entre eux;
5. la réaction : la modification des sites par les organismes présents, affectant ainsi l'habileté des espèces à s'établir et à survivre;
6. la stabilisation : développement d'une forêt mature stable.

Toutes les successions sont initiées par une perturbation comme un feu, une éruption volcanique, une infestation d'insectes, un chablis

ou tout simplement la mort d'un individu. Ces perturbations créent des milieux propices pour l'établissement de nouveaux individus qui doivent en un premier temps se rendre sur les sites. La migration se fait habituellement par les graines, mais peut aussi s'effectuer par marcottage, par stolon ou par tout autre moyen de propagation des plantes. Souvent, les perturbations sont telles qu'il n'y a que certaines espèces qui peuvent s'établir au départ. Ces espèces compétitionnent entre elles pour les éléments minéraux du sol, l'eau, la lumière et l'espace. Leur présence transforme l'environnement en augmentant l'ombrage et la litière, et en diminuant la quantité de minéraux présents dans le sol. Ces transformations rendent l'environnement moins favorable à l'établissement des espèces colonisatrices et plus favorable aux espèces tardives de la succession.

Clements (1916) affirmait que la succession aboutissait toujours à la forêt mature typique de la région (le climax) en équilibre avec le présent climat. Ce dernier élément de sa théorie fut réfuté par Gleason (1926), Tansley (1935) Whittaker (1953). Selon Tansley (1935), des facteurs locaux tels que le type de roche, le type de sol et la position topographique influenceront le genre de forêt mature. Effectivement, l'étude de Brown (1981) sur les forêts du Témiscamingue démontre bien le principe des polyclimax selon lequel les peuplements végétaux sont intimement liés aux drainages et à l'épaisseur des sols ainsi qu'à leur localisation sur les pentes.

Après une longue période d'acceptation, le concept de forêt

climacique est fortement remis en doute. Le climax est l'état d'une communauté végétale qui a atteint un stade d'équilibre durable avec les facteurs climatiques et édaphiques du milieu, en l'absence d'intervention humaine (Parent 1990). La controverse se situe au niveau de la durée et de la stabilité des communautés. Certaines successions peuvent se réaliser en quelques années tandis que d'autres, comme l'installation d'une forêt de *Tsuga canadensis* (L.) Carr. dans le parc Algonquin de l'Ontario, peuvent prendre près d'un millénaire (Ramade 1984). Durant cette longue période de temps, des variations climatiques peuvent modifier la direction de la succession. Donc, combien de temps une association végétale doit-elle demeurer en place pour être considérée comme stable, quelques années ou des milliers d'années ? Les associations climaciques observées aujourd'hui ne sont formées que depuis la dernière glaciation ce qui est relativement récent et la migration des espèces vers le nord n'est certes pas terminée. De plus, de nombreuses forêts de l'Amérique du Nord, selon Heinselman (1973), étaient détruites par le feu en moyenne à tous les 300 ans avant que l'homme ne vienne intervenir dans ce processus de régénération par l'extinction des incendies. Donc ces forêts sont soumises à des perturbations cycliques qui les empêchent d'atteindre un "climax". En fait, il y a toujours des transformations au sein d'un groupement végétatif quel qu'il soit et ces transformations ne sont pas en accord avec la stabilité d'un groupement climacique. On peut se demander si le climax n'est qu'un rêve dans la tête de certains théoriciens. Ainsi, les changements climatiques et les perturbations fréquentes amènent les écologistes d'aujourd'hui à accepter le concept

de non-équilibre des communautés végétales (Pickett et White 1985). L'équilibre de la flore laurentienne est éminemment instable, il est passager, il était autre hier, il sera différent demain, car les flores sont des unités dynamiques en voie de constante transformation (Marie-Victorin 1964).

1.3.2 Composition floristique initiale (Egler 1954)

Egler (1954) qualifiait la théorie de Clements (1916) de “floristique de relais” et émettait l'idée que, dans de nombreux cas, la “composition floristique initiale” succédant à une perturbation peut avoir une influence prédominante sur les caractères de l'ensemble de la succession. Ainsi, les graines et les rhizomes qui ont survécu à la perturbation et les espèces qui se sont installées rapidement vont déterminer les caractères de la succession. Selon cette théorie, la succession observée est l'expression du cycle vital de chacune des espèces présentes. Les espèces annuelles à croissance rapide et à cycle de vie court vont s'exprimer en premier, suivies des espèces bisannuelles et vivaces, puis finalement les espèces à croissance lente (déjà présentes) vont finalement s'exprimer et dominer le site. Donc la succession n'est que l'expression de l'histoire naturelle des espèces présentes à l'état de propagules dans le site au départ.

1.3.3 Modèles de Connell et Slatyer (1977)

Plus récemment, Connell et Slatyer (1977) présentaient un système plus vaste des mécanismes de la succession. Ce système englobe à la fois les voies de la “composition floristique de relais” et celle de la “composition floristique initiale” et permet d’inclure une association de ces deux voies. Le tableau 1 représente les trois voies possibles : la *facilitation*, l'*inhibition* et la *tolérance*.

La *facilitation* représente le schéma de remplacement classique où chaque cortège successif d'espèces occupant le site tend à rendre l'environnement moins favorable à sa propre survie, et plus favorable à l'implantation et à la croissance complète de ses successeurs. Ce mécanisme revient à celui de Clements (1916). Le principe de plante-abri a été démontré entre autres par Werner et Harbeck (1982) qui ont montré que *Rhus spp.* facilite l'établissement des arbres qui arrivent tardivement dans la succession en diminuant l'abondance des plantes herbacées qui limitent l'établissement des arbres. Au Québec, le bouleau gris est considéré comme une plante-abri qui est rapidement envahie par des espèces tardives de la succession (Marie-Victorin 1964).

Dans le modèle d'*inhibition*, les premiers occupants inhibent l'invasion des lieux par d'autres espèces en occupant d'avance l'espace disponible ou par d'autres moyens efficaces. Cette situation a pour conséquence d'interrompre la succession à un stade initial ou

Tableau 1: Résumé des mécanismes de la succession ^a de Connell et Slatyer (1977)

Étape	Facilitation	Tolérance	Inhibition
A. Perturbation	Site disponible	Site disponible	Site disponible
B. Colonisation	Espèces précoces de la succession seulement	Toutes les espèces peuvent s'établir	Toutes les espèces peuvent s'établir
C. Recrutement des espèces tardives de la succession	Espèces précoces défavorisées Espèces tardives favorisées	Espèces précoces défavorisées Aucun impact sur les espèces tardives qui tolèrent les conditions	Tout le recrutement inhibé par les espèces qui sont en place
D. Croissance des espèces tardives de la succession	Espèces tardives favorisées	Espèces tardives croissent en dépit des espèces précoces	Toutes les espèces colonisatrices ultérieures sont inhibées
E. Continuité	Comme ci-dessus jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de changement environnemental	Comme ci-dessus jusqu'à ce qu'il n'existe plus d'espèce susceptible de s'implanter	Pas de changement à la communauté initiale
F. Perturbation ^b	Retour à A.	Retour à A.	Retour à A.

a Les étapes de chaque modèle sont séquentielles. Une perturbation peut interrompre le processus à tous les points, toutefois il est indiqué seulement à l'étape F dans le tableau.

b Les effets d'une perturbation dans tous les modèles sont déterminés par le site spécifique et les espèces disponibles.

intermédiaire par exemple des buissons plutôt que des arbres (Niering et Goodwin 1974). Niering et Egler (1955) ont montré qu'un couvert dense de *Viburnum lentago* L. a résisté à l'invasion des arbres dans les emprises pour plus de 25 ans. Tant que les premiers arrivants persistent sans dommage, ils suppriment la colonisation d'espèces ultérieures quelles qu'elles soient.

Dans le modèle de *tolérance*, les modifications de l'environnement provoquées par les premiers colonisateurs n'ont aucun effet sur la vitesse de remplacement et de croissance des espèces ultérieures. Ces dernières tolèrent les conditions du milieu tel l'ombrage, l'humidité, les substances allélopathiques, etc. qui sont créées par la présence des espèces colonisatrices. Les espèces ultérieures semblent être recrutées plus tardivement parce qu'elles sont parvenues sur le site plus tard, qu'elles croissent lentement, ou les deux.

La tolérance peut être associée à une absence évidente de facilitation ou d'inhibition, toutefois De Steven (1991) signale que la tolérance dans le sens de Connell et Slatyer (1977) se manifeste seulement si les espèces impliquées atteignent la maturité. Ainsi, la majorité des études sur la succession à court terme ne peuvent conclure sur une interaction de tolérance entre les différentes espèces.

Connell et Slatyer (1977) reconnaissent que la facilitation,

l'inhibition et la tolérance ne sont pas mutuellement exclusives à une communauté. En effet, tous les trois processus se produisent dans la plupart des successions (Christensen et Peet 1981; Gill et Marks 1991; De Steven 1991). Ils admettent également que chacune des voies peut s'appliquer au cours du cycle de vie d'une espèce recrutée.

1.3.4 Continuum alternatif de Grime (1979)

En écologie, les stratégies des opportunistes (r) et des espèces d'équilibre (K) sont bien connues (Mac Arthur et Wilson 1967; Harper et White 1974). Toutefois, Grime (1979) opte pour une hypothèse tristratégique qui expliquerait la succession. Dans sa théorie, la perturbation est définie comme étant une destruction de la biomasse des plantes par des herbivores ou par d'autres agents. La réduction de la photosynthèse causée par un manque d'eau, de lumière ou de nutriment constitue le stress. Grime suggère qu'habituellement l'on verra apparaître les espèces "R" ou "r" pour "rudérales" suivies des espèces "C" pour "compétitives" et finalement "S" ou "K" pour "tolérantes au stress". Selon cette approche, les premiers arrivants sont adaptés pour exploiter les ouvertures où il n'y a pas ou peu de compétition. Ils ont un haut potentiel de colonisation (production hâtive de petites semences largement répandues et persistantes) et un haut taux de croissance. Ils consomment la plupart de leurs réserves pour la production de nombreuses graines (annuelles). Toutefois, les plantes qui ont cette stratégie ne sont pas hautes et ne vivent pas longtemps.

Les occupants suivants utiliseront leur énergie pour combattre la concurrence (herbacées vivaces). Ces espèces ont un long cycle de vie avec un haut potentiel de croissance. Elles investissent une grande proportion de leur ressource à la croissance végétative qui les conduit à une forte stature et une forte expansion du système racinaire pour une meilleure acquisition des ressources qui leur confère leur habileté compétitive.

Finalement, les derniers arrivés (arbres) utiliseront leurs réserves pour faire face à la concurrence et résister au stress. Ils sont caractérisés par un long cycle de vie, une croissance lente et une grande taille. Un minimum d'énergie est utilisé pour la reproduction, qui survient tard dans le cycle de vie. Donc, dans un milieu rarement perturbé et relativement pauvre, les espèces tolérantes au stress domineront tandis que dans un milieu régulièrement perturbé, les espèces "rudérales" seront dominantes. Dans une situation où il y a peu de perturbation et peu de stress, les espèces dites compétitives "C" devraient, selon cette théorie, dominer le site.

1.3.5 Disponibilité des ressources (Tilman 1982)

Plus récemment, Tilman (1982 et 1985) a proposé un modèle de succession basé sur l'utilisation des ressources. Selon ce modèle, le changement de la disponibilité des ressources avec le temps et la compétition des plantes pour ces ressources limitées dirigerait

la succession. Son modèle suggère que, lorsque plusieurs espèces sont en compétition pour la même ressource limitée, l'espèce qui requiert le moins de cette ressource pour se maintenir en équilibre doit compétitivement déplacer toutes les autres, et ce, indépendamment de la densité initiale. Tilman et ses collègues ont eux-mêmes réfuté l'hypothèse de "resource ratio" quand leurs observations expérimentales sur la compétition et sur les changements d'allocations aux racines et aux pousses ont contredit les prédictions de l'hypothèse, au moins dans les sols pauvres (Tilman et Weding 1991). Leur étude suggère que la compétition pour les ressources n'est probablement pas une force importante au début des successions dans les champs abandonnés.

1.3.6 Causes, processus et facteurs de la succession (Pickett *et al.* 1987)

Pickett *et al.* (1987) suggère qu'un modèle permettant une compréhension complète de la succession doit considérer tout ce qui peut influencer la dynamique de la végétation, pas seulement les mécanismes de Connell et Slatyer (1977). Il entreprit de résumer de manière hiérarchique les processus qui contribuent à modifier la dynamique de la végétation, soit la disponibilité du site, la disponibilité et la performance des espèces et les facteurs écologiques et environnementaux par lesquels le processus est modifié (tableau 2). La succession dépend de la grandeur du site disponible, de la sévérité

Tableau 2 : Sommaire hiérarchique des causes, processus et facteurs de la dynamique de la végétation (de Pickett *et al.* 1987)

Cause générale de la succession	Processus de contribution ou condition	Facteurs modifiant
Disponibilité du site	Échelle de perturbation	Grandeur, sévérité, temps (saison), répartition spatiale
Disponibilité de différentes espèces	Répartition spatiale	Configuration du paysage, agents de dispersion
	Banque de graines	Temps écoulé depuis la dernière perturbation, utilisation des terres
	Disponibilité des ressources	Conditions du sol, topographie, microclimat, historique du site
Performance des espèces disponibles	Écophysiologie	Besoins pour la germination, taux d'assimilation, taux de croissance, populations différentes
	Cycle vital	Mode d'allocation des ressources, temps de reproduction, mode de reproduction
	Stress environnemental	Cycle climatique, historique du site, occupants antérieurs
	Compétition	Hiérarchie, présence des compétiteurs, identité des compétiteurs, perturbation à l'intérieur de la communauté, prédateurs, herbivores, ressources de base
	Allélopathie	Chimie du sol, texture du sol, microbes, espèces voisines
	Herbivore, prédation et mortalité	Cycle climatique, cycle des prédateurs, vigueur des plantes, défense des plantes, composition des communautés, taille

de la perturbation, de la saison de la perturbation et de sa localisation spatiale. La disponibilité des espèces autour du site dépend de la répartition spatiale qui est en relation avec la disponibilité des ressources et la banque de graines. La performance des espèces disponibles va également influencer la voie de la succession, en fonction de l'écophysiologie, du cycle vital et de la compétitivité de chaque espèce. On constate donc la complexité de la succession en faisant intervenir chacune de ces composantes. Il est pratiquement impossible de tenir compte de tous ces facteurs dans une étude de la succession. J'ai donc concentré mes efforts sur la performance des espèces à pouvoir coloniser un site récemment perturbé. Ma recherche traite de la germination d'espèces ligneuses dans un champ abandonné.

1.4 Facteurs qui influencent la germination

Selon Connell et Slatyer (1977), la première étape de la succession débute avec une perturbation suivie de la colonisation ou la migration des végétaux dans le site. Les semences des plantes colonisatrices peuvent déjà être sur place ou elles s'y rendront en étant déplacées par le vent, par les animaux ou par d'autres moyens. La distance, la direction et la quantité de semences dispersées sont irrégulières d'une année à l'autre. La présence de plantes voisines réduit habituellement la distance de dispersion (Stamp 1989). Le recouvrement des semences par la litière ou par de la terre augmente habituellement les chances de survie et de germination seulement si

elles ne sont pas enterrées trop profondément (Stamp 1989; van der Valk 1974). Tous ces facteurs m'ont amené à déposer moi-même un certain nombre de graines pour éviter tous ces caprices de dame nature. Seulement une partie de la colonisation est complétée quand les semences sont rendues sur le site, elles doivent ensuite germer.

La germination des semences implique un processus physiologique complexe. Les conditions du milieu doivent correspondre aux besoins de la graine pour initier la germination, et ce, dans un laps de temps qui correspond à la longévité de la semence. Si ces conditions ne sont pas respectées, dans cette période de temps, il n'y a pas de possibilité de recrutement pour cette espèce dans ce milieu.

Si les conditions environnementales sont inadéquates à la germination, lors de la dispersion, la plupart des semences des zones tempérées ont la possibilité d'entrer en dormance. Toutefois, les semences des espèces ligneuses du Québec ne survivent que quelques années après leur dispersion et ne forment généralement pas de banque dans le sol. Une exposition à la lumière, une fluctuation de température, une exposition à l'humidité et au froid (stratification) ou d'autres conditions environnementales spécifiques sont requises pour lever la dormance (Harper 1977; Baskin et Baskin 1989).

Lorsque les conditions environnementales auront permis de lever les semences de la dormance, la germination pourra débuter. Cette dernière est également contrôlée par des facteurs environnementaux

comme : le niveau d'humidité spécifique du sol, les conditions de lumière (radiation, longueur des jours, longueur d'onde), les fluctuations de température, la concentration en oxygène et les substances chimiques (pesticide, produit de décomposition du sol) (Kramer et Kozlowski 1979) ou d'autres conditions environnementales.

Les graines doivent absorber une certaine quantité d'eau avant que ne débutent les processus physiologiques qui conduisent à la germination (Young et Young 1986). La quantité d'eau requise pour initier la germination n'est habituellement pas plus élevée que deux ou trois fois le poids de la graine (Koller 1972). Donc, plus une graine est grosse, plus elle a besoin d'eau pour germer.

La plupart des graines se montrent insensibles à la lumière et germent aussi bien en pleine lumière qu'à l'obscurité. Toutefois, les graines de quelques espèces nécessitent de la lumière pour germer. La lumière agit au niveau de l'augmentation du potentiel de croissance de l'embryon (Kramer et Kozlowski 1979). Bien que l'intensité lumineuse ait peu d'effet sur la germination, la photopériode et la longueur d'onde ont souvent des effets prononcés. La majorité des semences qui sont sensibles à la lumière ont un meilleur taux de germination quand la durée d'exposition à la lumière varie entre 8 et 12 heures par jour (Kramer et Kozlowski 1979). Aussi, la longueur d'onde de la lumière (rouge ou rouge lointain) peut, pour certaines espèces forestières, agir au niveau des phytochromes et initier ou empêcher la germination (Salisbury et Ross 1992). En fait, sous un couvert de végétation dense,

le rouge lointain est moins atténué que les autres longueurs d'ondes et les semences des espèces tolérantes à l'ombre sont moins inhibées par le rouge lointain que les semences des espèces qui envahissent les milieux plus ouverts (Salisbury et Ross 1992).

Chaque espèce d'une région donnée a sa température optimale pour germer. Ainsi, des semences du *Pinus ponderosa* Dougl. récoltées dans les Montagnes Rocheuses ont un taux de germination maximale entre 24° C et 30° C tandis qu'une température de 35° C ou plus optimisera les semences de la même espèce en provenance du nord-ouest du Pacifique (Kramer et Kozlowski 1979). Même si les semences de quelques espèces germent bien à température constante, le taux de germination de la plupart des espèces requiert ou est augmenté par une fluctuation de température journalière (thermopériode) (Kramer et Kozlowski 1979).

Une des phases essentielles à la germination est la stimulation de la respiration. Il n'est donc pas surprenant de constater que les semences ont besoin d'une plus forte concentration en oxygène pour germer que pour la suite de la croissance.

La germination des graines est influencée non seulement par les substances chimiques comme les pesticides, mais aussi par une variété de substances naturelles fabriquées par les plantes, relâchées sur le sol et transformées par les organismes du sol (algues, mycètes, bactéries, etc.) (Rice 1984).

De plus, il faut faire intervenir le lit de germination et la grosseur des semences dans le processus de germination. Les grosses semences ont plus d'énergie initiale, donc les plantes qui en résulteront seront plus hautes que celles issues de petites semences (Leishmann et Westoby 1994; Osunkoya *et al.* 1994). Ainsi, elles réussiront plus facilement à traverser la litière ou à atteindre une hauteur où la lumière sera suffisante pour la photosynthèse (Leishmann et Westoby 1994).

1.5 Hypothèses

La succession peut être étudiée par des observations et des expériences. L'approche expérimentale est faite soit en manipulant la densité des plants ou la composition spécifique comme l'ont fait Pickett (1985) et Gill et Marks (1991) qui ont enlevé des couverts de végétation pour tester des hypothèses au sujet des mécanismes de la succession. D'une autre façon, les mécanismes de la succession peuvent être vérifiés en manipulant la disponibilité des ressources comme l'a fait Tilman (1987). Finalement, certains mécanismes de la succession peuvent être testés en perturbant délibérément le milieu régulièrement (feu, tonte, etc.) comme l'ont fait Hobbs et Gimingham (1984). Les mécanismes proposés par Connell et Slatyer (1977) sont encore utilisés et testés aujourd'hui (Gill et Marks 1991; De Steven 1991). Ce qui fait la force de cette théorie, c'est sa grande souplesse qui peut expliquer presque toutes les situations associées aux successions.

Peu d'études en Amérique du Nord sur la succession en champ abandonné ont été réalisées ailleurs qu'au Piedmont des Appalaches. De plus, la théorie de Connell et Slatyer (1977) en champ abandonné a rarement été vérifiée, sauf par Gill et Marks (1991) et De Steven (1991). Pour ces raisons, j'ai voulu tester, à l'intérieur d'un champ abandonné, quelles voies de la théorie de Connell et Slatyer (1977) s'appliquent sous les différents couverts de végétation du champ. De plus, l'inventaire de la végétation de ces différents couverts va nous renseigner sur les espèces qui sont susceptibles d'aider ou de nuire à la succession. J'ai semé des graines d'espèces susceptibles d'être recrutées dans un secteur où la végétation a été enlevée et dans un autre où la végétation était intacte. En comparant le nombre de semences qui a germé dans chaque milieu, je peux déterminer s'il y a facilitation, inhibition ou tolérance durant la phase de germination du processus d'établissement des espèces ligneuses.

Si la germination est plus abondante sous le couvert de végétation qu'en milieu désherbé, j'observe de la facilitation.

Si la germination est moins abondante sous le couvert de végétation qu'en milieu désherbé, j'observe de l'inhibition.

S'il n'y a pas de différence de germination entre le milieu couvert de végétation et le milieu désherbé, l'espèce étudiée tolère le milieu.

2.0 MÉTHODES

2.1 Description du site d'étude

Patrick Lauzière (1997) et moi avons sélectionné un champ abandonné et bordé par une forêt composée d'arbres produisant des graines, assurant ainsi la présence de semences d'espèces forestières dans le champ. De plus, il a fallu obtenir la permission et la collaboration des propriétaires. À priori, l'obtention d'un champ avec ces caractéristiques devrait être simple à trouver, particulièrement dans les sols sablonneux relativement pauvres de la Mauricie, abandonnés à cause de leur faible rendement. Toutefois, la politique gouvernementale incitant les propriétaires à reboiser les surfaces arables inexploitées a rendu notre recherche plus difficile, puisqu'un champ reboisé artificiellement n'a pas de valeur pour l'étude de la succession. Nous avons quand même trouvé un champ abandonné, accessible et relativement éloigné des milieux urbains. Ce champ est situé dans le comté de Saint-Maurice, paroisse Notre-Dame-du-Mont-Carmel, rang Saint-Louis ouest, longitude 72° 43' 50", latitude 46° 28' 10", mercator 755490 (figure 1). Une photo aérienne de 1993 est présentée à l'annexe 1. Le champ fait environ 100 m de large par 300 m de long. Il est orienté nord-sud, et à son extrémité sud, il est bordé d'une forêt mixte, relativement jeune mais assez mature pour produire un grand nombre de semences d'espèces ligneuses différentes.

Ce lopin de terre était utilisé pour la culture de la pomme de

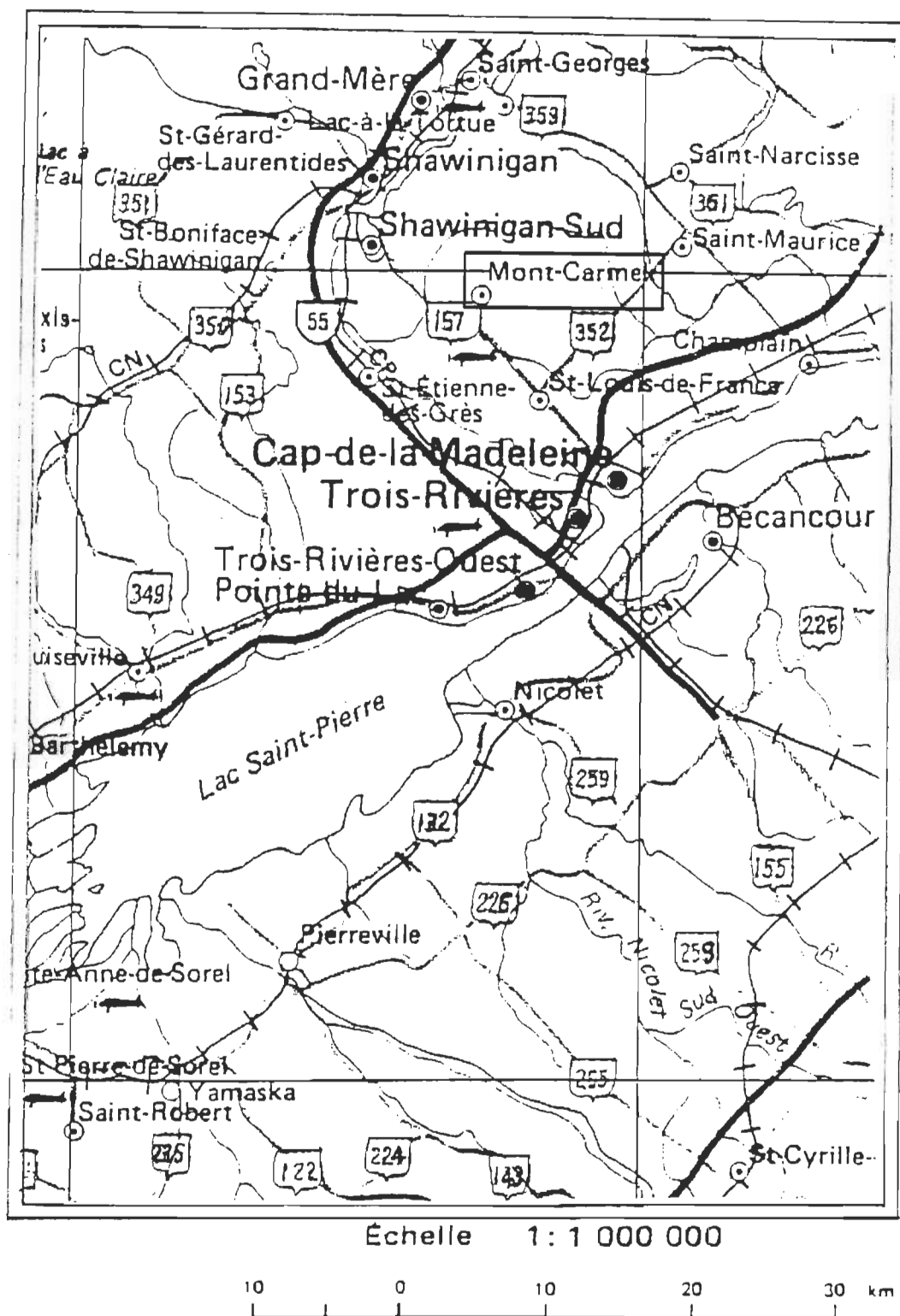


Figure 1 : Localisation géographique de la municipalité de Mont-Carmel où est situé le champ abandonné utilisé pour l'étude de la succession végétale.

terre. Les propriétaires y pratiquaient la rotation annuelle avec des céréales. Il fut abandonné en 1987, avec de l'orge comme dernière culture qui a été laissée sur place. La végétation qui s'y est établie est diversifiée. Le champ comprend des milieux complètement dénudés et des petites forêts miniatures de bouleaux gris, en passant par des couverts de graminées.

2.2 Inventaire végétal

2.2.1 Forêt

La région de la Mauricie démarque la limite Nord de la zone de végétation de la forêt décidue. On y rencontre trois domaines de végétation, soit l'érablière laurentienne au Sud (Mont-Carmel) qui représente mon secteur d'étude, l'érablière à bouleau jaune au centre (Saint-Roch-de-Mékinac) et le domaine de la forêt mixte au Nord (La Tuque) (Grandtner 1966). Les jeunes forêts de transition de l'érablière laurentienne sont caractérisées par l'abondance de tremblaie (*Populus tremuloides* Michx.), de bétulaie grise (*Betula populifolia* Marsh.) et de l'érablière rouge (*Acer rubrum* L.). La forêt mature de ce domaine végétal est caractérisée par la présence d'*Acer saccharum* Marsh. (érable à sucre), *Fagus grandifolia* Ehrz. (hêtre à grandes feuilles), *Ostrya virginiana* Mill. (ostryer de Virginie) *Tilia americana* L. (tilleul d'Amérique), *Fraxinus americana* L. (frêne d'Amérique) *Betula papyrifera* Marsh. (bouleau à papier), *Betula alleghaniensis* Britton

(bouleau jaune). On peut y rencontrer aussi quelques essences résineuses comme *Tsuga canadensis* (L.) Carr. (pruche du Canada), *Abies balsamea* (L.) Mill. (sapin baumier) et *Picea rubens* Sarg. (épinette rouge) (Grandtner 1966).

L'inventaire des espèces ligneuses de la forêt adjacente au champ a été effectué selon les Normes d'inventaire forestier du Ministère de l'énergie et des ressources (1984). Nous avons délimité aléatoirement 10 parcelles circulaires de 1/25 hectare de superficie pour un total de 0,4 hectare. Cet inventaire a permis d'identifier les semences à étudier et a donné des indications sur les arbres qui sont susceptibles de venir succéder aux plantes déjà établies dans le champ. Une carte forestière du secteur d'étude est présentée à l'annexe 2.

La forêt est composée de feuillus et de conifères dont l'âge moyen des arbres adultes (de plus de 7,62 cm au D.H.P.), toutes espèces confondues, se situe autour de 29 ans (Duchaine 1995). Les arbres adultes, des feuillus principalement (figure 2) sont représentés par le peuplier faux-tremble, le bouleau gris et l'érable rouge. Les conifères sont représentés par le pin blanc et l'épinette noire. On y rencontre également le sapin baumier, l'érable de Pennsylvanie, l'érable à sucre, le bouleau à papier, le hêtre à grandes feuilles, l'épinette blanche, le peuplier baumier, le peuplier à grandes dents et le cerisier de Pennsylvanie (tableau 3). En tout, 14 espèces d'arbres sont présentes dans la forêt.

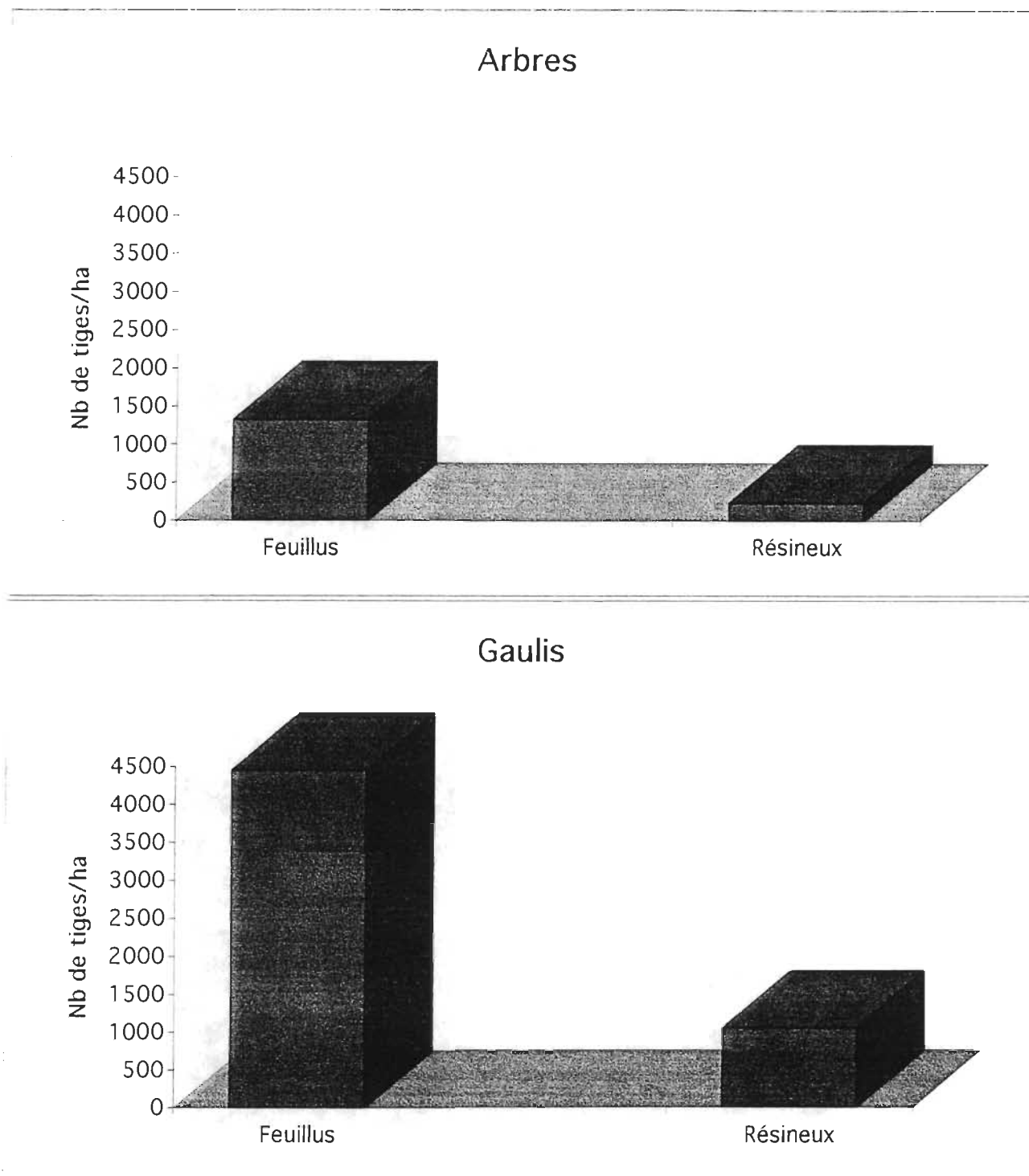


Figure 2 : Nombre total de tiges par hectare de feuillus et de résineux observées en mai 1994 à Mont-Carmel. Les arbres dont le diamètre au D.H.P. (1,3 m du sol) est plus petit que 6,62 cm et la hauteur plus grande que 10 cm sont dénombrés dans les gaulis.

Tableau 3: Inventaire forestier des tiges ligneuses effectué à Mont-Carmel en 1994. Les tiges de moins de 7,62 cm de diamètre au D.H.P. (1,3 m du sol) sont dénombrées dans les gaulis.

Arbres Espèces	Pourcentage du nombre de tiges	Nombre tiges/ha	Diamètre moyen X ± S.E.	(n)	S. terrière m ² /ha
<i>Abies balsamiae</i>	3,9	60	11,3 ± 0,93	(24)	0,6
<i>Acer pensylvanicum</i>	0,2	2,5	8,1 ± ____	(1)	0,0
<i>Acer rubrum</i>	11,4	177,5	10,3 ± 0,37	(71)	1,5
<i>Acer saccharum</i>	3,1	47,5	11,5 ± 0,62	(19)	0,5
<i>Betula papyrifera</i>	6,9	107,5	10,9 ± 0,35	(43)	1,0
<i>Betula populifolia</i>	24,8	385	10,6 ± 0,20	(154)	3,4
<i>Fagus grandifolia</i>	1,4	22,5	9,9 ± 0,82	(9)	0,2
<i>Picea glauca</i>	0,5	7,5	11,0 ± 2,76	(3)	0,1
<i>Picea mariana</i>	1,3	20	11,0 ± 1,24	(8)	0,2
<i>Pinus strobus</i>	9,3	145	12,6 ± 0,79	(58)	1,8
<i>Populus balsamifera</i>	1,0	15	11,6 ± 1,24	(6)	0,2
<i>Populus grandidentata</i>	0,5	7,5	14,1 ± 0,69	(3)	0,1
<i>Populus tremuloides</i>	33,3	517,5	12,0 ± 0,22	(207)	5,8
<i>Prunus pensylvanica</i>	2,6	40	10,7 ± 0,65	(16)	0,4
Total	100	1555	11,3 ± 0,14	(622)	15,7

Gaulis Espèces	Pourcentage du nombre de tiges	Nombre tiges/ha	Diamètre moyen X ± S.E.	(n)	S. terrière m ² /ha
<i>Abies balsamiae</i>	9,1	500	2,76 ± 0,42	(20)	0,30
<i>Acer pensylvanicum</i>	0,5	25	1,27 ± ____	(1)	0,00
<i>Acer rubrum</i>	27,3	1500	2,24 ± 0,22	(60)	0,59
<i>Acer saccharum</i>	2,7	150	2,96 ± 0,83	(6)	0,10
<i>Acer spicatum</i>	0,9	50	0,64 ± 0,13	(2)	0,00
<i>Amelanchier arborea</i>	1,4	75	2,20 ± 0,17	(3)	0,03
<i>Betula papyrifera</i>	7,3	400	4,40 ± 0,44	(16)	0,61
<i>Betula populifolia</i>	7,3	400	4,57 ± 0,36	(16)	0,66
<i>Fagus grandifolia</i>	4,1	225	1,95 ± 0,59	(9)	0,07
<i>Picea mariana</i>	4,1	225	1,07 ± 0,10	(9)	0,02
<i>Pinus strobus</i>	5,9	325	2,79 ± 0,48	(13)	0,20
<i>Populus balsamifera</i>	1,4	75	2,46 ± 0,66	(3)	0,04
<i>Populus tremuloides</i>	13,2	725	3,15 ± 0,35	(29)	0,56
<i>Prunus pensylvanica</i>	5,5	300	4,51 ± 0,58	(12)	0,48
<i>Salix sp.</i>	0,5	25	1,02 ± ____	(1)	0,00
<i>Viburnum cassinoides</i>	9,1	500	0,79 ± 0,07	(20)	0,02
Total	100	5500	2,70 ± 0,13	(220)	3,68

Chez les gaulis, les espèces les plus abondantes sont l'érable rouge, le peuplier faux tremble et le sapin baumier. Toutes les espèces d'arbres mentionnées plus haut sont représentées dans les gaulis. Les espèces compagnes rencontrées le plus fréquemment sont *Spiraea latifolia* (Ait.) Borkh., *Amelanchier arborea* (Michx. f.) fern., *Viburnum cassinoides* L., *Maianthemum canadense* Desf., *Lycopodium complanatum* L. et *Chimaphila umbellata* (L.) Barton. En tout, on dénombre une cinquantaine d'espèces dans la forêt (tableau 4).

2.2.2 Champ

Une inspection préliminaire du champ (figure 3) a permis de différencier quatre groupements de végétaux distincts qui ont été utilisés pour l'expérience soit : ligneux, feuilles étroites, feuilles larges et sable nu. Le premier couvert "sable nu" est pratiquement dépourvu de toute végétation, le second "feuilles larges" est principalement composé de fraisiers, d'épervières et de verges d'or, le troisième, "feuilles étroites" est principalement occupé par des graminées et les bouleaux gris dominant le couvert "ligneux". Un inventaire systématique des espèces dans chaque groupement a été effectué à l'aide de quadrats de 0,36 m². À l'intérieur de ces quadrats, j'ai identifié chaque espèce, mesuré la hauteur et le pourcentage de recouvrement des végétaux. J'ai fait 30 répétitions aléatoires pour chaque groupement végétal pour un total de $30 \times 4 = 120$ répétitions. Cet inventaire m'a permis de quantifier précisément le pourcentage de recouvrement de chaque espèce pour chaque groupe de végétaux.

Tableau 4: Fréquence d'observation des espèces végétales présentes en forêt dans dix quadrats de 1/25 hectare, en mai 1994 à Mont-Carmel.

Arbres		Arbustes dressés		Arbustes et herbacées rampants	
<i>Abies balsamea</i>	8	<i>Acer spicatum</i>	2	<i>Aralia nudicaulis</i>	1
<i>Acer pensylvanicum</i>	2	<i>Amelanchier arborea</i>	6	<i>Chimaphila umbellata</i>	8
<i>Acer rubrum</i>	10	<i>Aronia melanocarpa</i>	1	<i>Clintonia borealis</i>	4
<i>Acer saccharum</i>	8	<i>Corylus cornuta</i>	4	<i>Coptis groenlandica</i>	1
<i>Betula papyrifera</i>	9	<i>Kalmia angustifolia</i>	1	<i>Cypripedium acaule</i>	2
<i>Betula populifolia</i>	10	<i>Nemopanthus mucronatus</i>	3	<i>Erythronium americanum</i>	1
<i>Fagus grandifolia</i>	9	<i>Salix sp.</i>	3	<i>Galium sp.</i>	1
<i>Picea glauca</i>	2	<i>Spiraea latifolia</i>	8	<i>Lycopodium clavatum</i>	2
<i>Picea mariana</i>	5	<i>Vaccinium angustifolium</i>	2	<i>Lycopodium complanatum</i>	10
<i>Pinus strobus</i>	8	<i>Vaccinium myrtilloides</i>	3	<i>Lycopodium obscurum</i>	1
<i>Populus balsamifera</i>	2	<i>Viburnum cassinoides</i>	5	<i>Maianthemum canadense</i>	10
<i>Populus grandidentata</i>	2	<i>Viburnum trilobum</i>	2	<i>Osmunda sp.</i>	1
<i>Populus tremuloides</i>	10			<i>Pleurosium scherberry</i>	4
<i>Prunus pensylvanica</i>	9			<i>Polytricum sp</i>	7
<i>Prunus virginiana</i>	3			<i>Pteridium aquilinum</i>	5
				<i>Pyrola sp</i>	7
				<i>Rubus idaeus</i>	3
				<i>Trillium erectum</i>	1
				<i>Trientalis borealis</i>	6
				<i>Uvularia grandiflora</i>	1
				<i>Uvularia sessilifolia</i>	2
				<i>Viola renifolia</i>	1

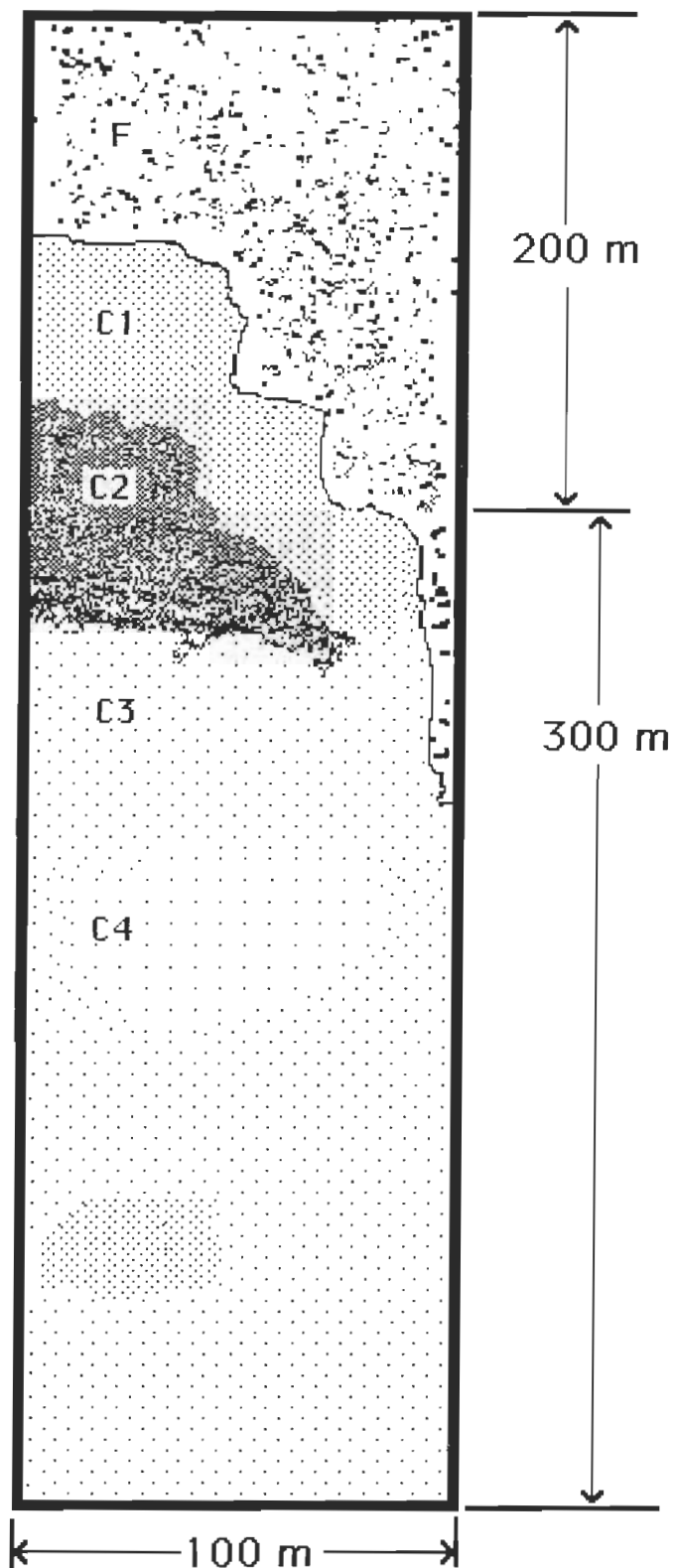
Forêt

Champ

Ligneux

Feuilles
étroitesFeuilles
larges

Sable nu



Note: Les mesures sont en mètres

Figure 3: Schéma représentant la distribution des différents couverts de végétaux à l'intérieur du champ sélectionné. F: forêt; C1: ligneux; C2: feuilles étroites; C3: feuilles larges; C4: sable nu.

L'inventaire global de la végétation du champ indique que les mousses recouvrent 36 % de la surface du champ, suivies par le bouleau gris 23 %, les fraises 11%, l'agrostis scabre 11 %, les carex 7 % et les épervières 7 %. Près d'une cinquantaine d'espèces ont réussi à coloniser le champ depuis l'abandon de la culture (tableau 5).

L'inventaire a été réalisé dans les différents couverts de végétation: sable nu, feuilles étroites, feuilles larges et ligneux. Le tableau 6 montre que le couvert de végétation "ligneux" est dominé par *Betula populifolia* Marsh. (bouleau gris). Le couvert de végétation "feuilles étroites" est dominé par les *Carex spp.* (carex) 19 % et *Agrostis scabra* Willd. (agrostis scabre) 12 %. Le couvert de végétation "feuilles larges" est dominé par *Fragaria virginiana* Duchesne (fraisier) 27 % et *Agropyron repens* (L.) Beauv. (chiendent) 11 %. Le couvert de végétation "sable nu" est dominé par *Agrostis scabra* Willd. (agrostis scabre) 22 % et *Solidago nemoralis* Ait. (verge d'or des bois) 10 %.

Pour comparer la végétation entre les couverts végétaux, j'ai regroupé les plantes : mousses, espèces à feuilles étroites, espèces à feuilles larges et les espèces ligneuses. Le tableau 7 montre que le pourcentage de recouvrement des mousses est semblable dans les quatre couverts de végétation. Le pourcentage de recouvrement des espèces à feuilles larges est significativement plus élevé dans le couvert "feuilles larges" (Anova, $p < 0,001$ et Tukey, $p < 0,05$). Le pourcentage de recouvrement des espèces ligneuses est

Tableau 5 : Fréquence et pourcentage de recouvrement des espèces végétales rencontrées dans le champ, en août 1994 à Mont-Carmel.

	fréquence n=120	% de recouvrement	% de recouv. si présente	hauteur moyenne (cm)
1 Mousse	113	36,08	38,31	X
2 <i>Betula populifolia</i>	36	23,43	78,09	280,11
3 <i>Fragaria virginiana</i>	51	11,91	28,02	9,14
4 <i>Agrostis scabra</i>	68	11,27	19,89	34,31
5 <i>Carex</i> spp.	40	7,44	22,33	34,95
6 <i>Hieracium</i> spp.	63	7,23	13,78	16,97
7 <i>Solidago nemoralis</i>	51	5,72	13,45	41,22
8 <i>Agropyron repens</i>	34	4,07	14,38	47,00
9 <i>Danthonia spicata</i>	12	2,38	23,84	55,83
10 <i>Populus balsamifera</i>	5	2,06	49,44	237,40
11 <i>Juncus tenuis</i>	25	2,05	9,83	28,32
12 <i>Populus tremuloides</i>	7	2,04	34,92	243,43
13 <i>Solidago graminifolia</i>	42	1,70	4,86	29,36
14 <i>Rubus alleghaniensis</i>	3	1,44	57,41	50,00
15 <i>Panicum lanuginosum</i>	32	1,29	4,84	8,06
16 <i>Solidago juncea</i>	11	1,02	11,11	27,18
17 <i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	17	0,94	6,66	9,71
18 <i>Acer negundo</i>	1	0,83	100,00	100,00
19 <i>Pinus sylvestris</i>	1	0,83	100,00	182,00
20 <i>Hypericum perforatum</i>	15	0,72	5,79	34,27
21 <i>Rumex acetosella</i>	11	0,65	7,07	18,82
22 <i>Ambrosia artemisiifolia</i>	21	0,51	2,91	21,52
23 <i>Lobelia inflata</i>	6	0,51	10,19	53,33
24 <i>Lycopus uniflorus</i>	1	0,51	61,11	46,00
25 <i>Betula papyrifera</i>	2	0,42	25,00	115,00
26 <i>Rhus typhina</i>	1	0,35	41,67	150,00
27 <i>Asclepias syriaca</i>	4	0,28	8,33	27,00
28 <i>Acer</i> sp. (plantule)	11	0,22	2,40	10,18
29 <i>Solidago canadensis</i>	1	0,21	25,00	125,00
30 <i>Anaphalis margaritacea</i>	3	0,13	5,09	15,67
31 <i>Silene cucubalus</i>	2	0,12	6,94	36,50
32 <i>Phleum pratense</i>	1	0,12	13,89	77,00
33 <i>Pyrola elliptica</i>	1	0,12	13,89	7,00
34 <i>Setaria glauca</i>	4	0,10	3,13	32,75
35 <i>Erigeron strigosus</i>	4	0,10	3,13	40,00
36 <i>Potentilla argentea</i>	2	0,08	4,86	27,50
37 <i>Agrostis alba</i>	1	0,07	8,33	43,00
38 <i>Abies balsamea</i>	5	0,06	1,39	6,00
39 <i>Gnaphalium viscosum</i>	2	0,05	2,78	34,50
40 <i>Vicia cracca</i>	1	0,05	5,56	26,00
41 <i>Oenothera biennis</i>	1	0,02	2,78	76,00
42 <i>Lactuca canadensis</i>	1	0,02	2,78	61,00
43 <i>Rudbeckia hirta</i>	1	0,02	2,78	42,00
44 <i>Erigeron canadensis</i>	1	0,02	2,78	45,00
45 <i>Verbascum thapsus</i>	1	0,02	2,78	6,00

Tableau 6 : Pourcentage de recouvrement et fréquence des espèces végétales rencontrées dans le champ en fonction du couvert de végétation, en août 1994 à Mont-Carmel. Les boîtes représentent les espèces qui dominent un couvert de végétation.

	(Ligneux)			(Feuilles étroites)			(Feuilles larges)			(Sable nu)		
	recou-	haut.		recou-	haut.		recou-	haut.		recou-	haut.	
	vrement	fr.	moy.	vrement	fr.	moy.	vrement	fr.	moy.	vrement	fr.	moy.
	(%)	30	(cm)	(%)	30	(cm)	(%)	30	(cm)	(%)	30	(cm)
<i>Betula populifolia</i>	78,89	28	300,0	2,78	1	200,0	11,94	6	245,2	0,09	1	13,0
<i>Mousse</i>	32,45	26	---	44,63	30	---	32,59	29	---	34,63	28	---
<i>Populus balsamifera</i>	8,24	5	237,4	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Populus tremuloides</i>	8,15	7	243,4	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Fragaria virginiana</i>	7,41	15	12,5	9,91	10	5,3	27,04	23	9,0	3,29	3	5,7
<i>Rubus alleghaniensis</i>	5,74	3	50,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Hieracium spp.</i>	5,42	14	26,7	13,61	22	15,8	8,52	20	13,9	1,39	7	10,1
<i>Carex spp.</i>	0,97	4	24,5	18,70	20	26,0	4,07	7	32,9	6,02	9	61,2
<i>Agrostis scabra</i>	2,04	8	32,1	12,22	18	35,6	9,07	13	34,4	21,76	29	34,1
<i>Solidago nemoralis</i>	2,87	10	42,1	6,85	9	44,1	2,78	8	48,6	10,37	24	37,3
<i>Danthonia spicata</i>	0,56	3	44,7	5,19	6	59,7	2,04	1	71,0	1,76	2	53,5
<i>Agropyron repens</i>	1,85	10	47,2	3,15	6	53,2	10,65	14	47,1	0,65	4	36,8
<i>Panicum lanuginosum</i>	0,83	5	11,8	1,92	13	7,8	0,21	3	7,3	2,20	11	6,8
<i>Juncus tenuis</i>	1,34	11	24,5	0,83	2	33,5	6,02	12	31,0	0,00	0	---
<i>Acer negundo</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	3,33	1	100,0	0,00	0	---
<i>Pinus sylvestris</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	3,33	1	182,0	0,00	0	---
<i>Solidago juncea</i>	0,00	0	---	0,93	3	24,3	3,15	8	28,3	0,00	0	---
<i>Lycopus uniflorus</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	2,04	1	46,0	0,00	0	---
<i>Chrysanthemum leucanthemum</i>	0,37	2	30,0	0,65	4	5,0	1,76	4	11,5	1,00	7	5,6
<i>Lobelia inflata</i>	0,00	0	---	0,83	1	64,0	1,20	5	51,2	0,00	0	---
<i>Solidago graminifolia</i>	2,59	10	44,2	1,39	12	18,3	1,13	9	29,1	1,69	11	28,2
<i>Solidago canadensis</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	0,83	1	125,0	0,00	0	---
<i>Hypericum perforatum</i>	1,99	11	38,9	0,09	1	7,0	0,74	1	50,0	0,07	2	14,5
<i>Asclepias syriaca</i>	0,56	1	32,0	0,00	0	---	0,56	3	25,3	0,00	0	---
<i>Rumex acetosella</i>	0,56	3	11,7	0,09	1	6,0	0,19	2	22,0	1,76	5	24,4
<i>Ambrosia artemisiifolia</i>	0,28	6	13,7	0,67	5	23,2	0,46	3	37,3	0,63	7	20,3
<i>Setaria glauca</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	0,05	2	19,5	0,37	2	46,0
<i>Potentilla argentea</i>	0,05	1	10,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,28	1	45,0
<i>Erigeron strigosus</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	0,19	1	55,0	0,23	3	35,0
<i>Phleum pratense</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	0,46	1	77,0	0,00	0	---
<i>Anaphalis margaritacea</i>	0,05	1	6,0	0,09	1	5,0	0,37	1	36,0	0,00	0	---
<i>Silene cucubalus</i>	0,00	0	---	0,19	1	40,0	0,28	1	33,0	0,00	0	---
<i>Vicia cracca</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	0,19	1	26,0	0,00	0	---
<i>Gnaphalium viscosum</i>	0,00	0	---	0,09	1	26,0	0,09	1	43,0	0,00	0	---
<i>Oenothera biennis</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	0,09	1	76,0	0,00	0	---
<i>Verbascum thapsus</i>	0,00	0	---	0,00	0	---	0,09	1	6,0	0,00	0	---
<i>Agrostis alba</i>	0,00	0	---	0,28	1	43,0	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Erigeron canadensis</i>	0,00	0	---	0,09	1	45,0	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Betula papyrifera</i>	1,67	2	115,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Rhus typhina</i>	1,39	1	150,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Acer sp. (plantule)</i>	0,88	11	10,2	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Pyrola elliptica</i>	0,46	1	7,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Abies balsamea</i>	0,23	5	6,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Lactuca canadensis</i>	0,09	1	61,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---
<i>Rudbeckia hirta</i>	0,09	1	42,0	0,00	0	---	0,00	0	---	0,00	0	---

Tableau 7 : Pourcentage de recouvrement moyen de groupes végétaux sous différents couverts de végétation, en août 1994 à Mont-Carmel. Les résultats de la même colonne qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Couvert de végétation	Pourcentage de recouvrement				
	Moyenne \pm erreur type				
	espèces (n)				
	Mousse (30)	Feuilles étroites (30)	Feuilles larges (30)	Ligneux (30)	Total (30)
Sable nu	34,6 \pm 4,4 a	32,8 \pm 3,7 a	20,7 \pm 4,0 a	0,1 \pm 0,1 a	88,1 \pm 5,6 a
Feuilles larges	32,6 \pm 4,8 a	32,6 \pm 4,1 a	51,7 \pm 4,5 b	18,6 \pm 7,2 a	135,5 \pm 5,0 b
Feuilles étroites	44,6 \pm 4,3 a	42,3 \pm 3,9 a	35,5 \pm 4,7 a	2,8 \pm 2,8 a	125,2 \pm 3,8 b
Ligneux	32,5 \pm 6,1 a	7,6 \pm 1,7 b	22,3 \pm 2,6 a	105,6 \pm 9,8 b	168,0 \pm 7,0 c

significativement plus élevé sous le couvert “ligneux” (Anova, $p < 0,001$ et Tukey, $p < 0,05$). Le pourcentage des espèces à feuilles étroites n’est pas significativement plus élevé dans le couvert “feuilles étroites” (test de Fisher, $p < 0,06$). Le pourcentage de recouvrement total est significativement plus faible dans le couvert “sable nu” (Anova, $p < 0,001$ et Tukey, $p < 0,05$). Donc, chacun des quatre couverts tire son nom d’une composition distincte.

2.3 Caractéristique du milieu

La température annuelle moyenne de la station météorologique de Shawinigan, qui est la plus près du site d’étude, est de $4,6^{\circ}\text{C}$ (Service de l’environnement atmosphérique Canada 1993). Le nombre de degrés-jours au-dessus de 5°C y est de 1816. En moyenne, les mois de mai, juin, juillet et août reçoivent une centaine de millimètres de pluie. En 1994 et 1995, la quantité de précipitation totale par mois était plus élevée que la moyenne, particulièrement au mois de juin 1994 qui a reçu 208 mm de pluie ce qui est deux fois plus élevé que la moyenne (tableau 8). On constate également que le nombre de jours avec hauteur de pluie mesurable est plus élevé en 1994 comparativement à la moyenne. Donc, aux mois de mai et juin 1994, les précipitations ont été plus fréquentes et le sol a reçu une plus grande quantité d’eau. Les dernières semences ont été mises en terre le 23 juin 1994 et il est tombé en moyenne 15 mm de pluie par jour pour les sept jours qui ont suivi (M.E.F. 1995). Les semences ont donc été copieusement arrosées après leur mise en terre.

Tableau 8 : Indices climatologiques provenant de la station de Shawinigan :
moyenne de 1961 à 1990, valeurs pour 1994 et 1995.

Indice climatologique	Mois												moyenne année 1961-90
	mai			moyenne 1961-90	juin		juillet			moyenne 1961-90	août		
	moyenne 1961-90	1994	1995		1994	1995	1994	1995	1994		1995		
Température moyenne quotidienne (°C)	11,7	10,9	11,8	16,9	18,2	18,1	19,6	20,1	20,2	18,2	16,7	18,6	4,6
Précipitation totale (mm)	92,8	123,2	111,1	96,5	208	125,2	93,6	138,2	111,2	100,1	131,8	98,2	1041,7
Nb. de degrés- jours au dessus de 5° C	207,7	183,7	211,2	356,7	395,7	393	453,2	467,2	471	408,9	363	420,5	1816
Journée avec hauteur de pluie mesurable	12	16	15	13	19	11	13	14	13	14	10	9	103

Référence : Ministère de l'Environnement et de la Faune 1995.

2.3.1 Analyse de sol

Quatre échantillons de sol ont été récoltés, de la surface à quinze centimètres, pour chaque couvert de végétation. À partir de ceux-ci, j'ai mesuré le pourcentage d'humidité, le pH (à l'eau) et déterminé la texture du sol par la méthode de l'hydromètre (Conseil des productions végétales du Québec 1993).

La texture du sol est de type "sable loameux", à l'exception du couvert de sable nu, sur sol "sableux" (Conseil des productions végétales du Québec 1993). En effet, près de 80 % du matériel recueilli est du sable (tableau 9). Le sol d'une érablière laurentienne typique contient moins de 50 % de sable tandis que celui de l'érablière à bouleau jaune en contient jusqu'à 90 % (Grandtner 1966). La texture de sol observée se rapporte plus à celle de l'érablière à bouleau jaune. D'ailleurs, la zone d'étude est située à la limite nord de l'érablière laurentienne, qui est suivie plus au nord par l'érablière à bouleau jaune.

Le pH à l'eau du sol varie entre 4,68 et 4,91 ce qui indique que le milieu est très acide (Agriculture Canada 1987) comparé à un pH moyen de 5,3 d'une érablière laurentienne typique (Grandtner 1966). Un pH de cet ordre se rapporte plus à une érablière à bouleau jaune qui peut atteindre 3,9 dans les horizons supérieurs (Grandtner 1966). Les couverts de végétation ont une acidité semblable, à l'exception du couvert "sable nu" qui est significativement plus acide avec une moyenne de 4,68 (tableau 10) (Anova, $p < 0,001$ et Tukey, $p < 0,05$).

Tableau 9 : Pourcentage de particules de sable, limon et argile déterminé par la méthode hydromètre en 1994 à Mont-Carmel, sous différents couverts de végétation, pour les quinze premiers centimètres de sol. Les résultats de la même colonne qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Couvert de végétation (n)	Pourcentage de particule Moyenne \pm erreur type			Texture du sol
	Argile	Limon	Sable	
Sable nu (3)	2,3 \pm 0,9 a	8,7 \pm 0,9 a	89,0 \pm 0,6 a	sable
Feuilles larges (4)	3,0 \pm 0,4 a	24,0 \pm 2,3 b	73,0 \pm 2,0 b	sable loameux
Feuilles étroites (4)	5,0 \pm 0,4 b	13,5 \pm 0,7 ac	81,5 \pm 0,5 ac	sable loameux
Ligneux (4)	4,3 \pm 0,3 b	20,0 \pm 2,9 bc	75,8 \pm 3,1 bc	sable loameux

Tableau 10 : pH de sol à l'eau pour différents couverts de végétation dans un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1994. Les résultats qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Couvert de végétation (n)	pH	
	Moyenne \pm erreur type	
Sable nu (3)	4,68 \pm 0,02	a
Feuilles larges (4)	4,91 \pm 0,03	b
Feuilles étroites (4)	4,89 \pm 0,04	b
Ligneux (4)	4,88 \pm 0,02	b

L'humidité de la couche supérieure du sol (15 cm) sous couvert de sable nu est significativement différente de celle des autres couverts végétaux (Anova, $p < 0,0001$ et Tukey, $p < 0,05$). En effet, le sol du couvert sable nu contient moins de 10 % d'humidité tandis que, sous les autres couverts, il en contient au moins 17 % d'humidité (tableau 11).

2.3.2 Luminosité

L'intensité lumineuse (P.A.R., radiation photosynthétique active) a été mesurée à l'intérieur et à l'extérieur de chacun des dispositifs expérimentaux avec un photomètre de type LI-COR modèle LI-185B. J'ai pris ces mesures une fois par mois, de mai à septembre, à raison de trois lectures par réplicat soit: une à hauteur de poitrine (1,3 m), une sur le sol en milieu désherbé et la dernière sur le sol dans la végétation. Les mesures ont été prises entre 12 h 00 et 14 h 00, sous un ciel complètement dégagé.

La quantité de radiation photosynthétiquement active au sol varie entre 316 et 4700 micromoles/m² sec (tableau 12). La présence d'un couvert de végétation ligneux réduit le plus la lumière incidente, suivi du couvert feuilles larges.

Quand le couvert a été enlevé, on retrouve trois groupes significativement différents (Anova, $p < 0,0001$ et Tukey, $p < 0,05$). Le couvert qui reçoit le plus de lumière est le couvert de sable nu, suivi

Tableau 11 : Pourcentage d'humidité du sol, en 1994 à Mont-Carmel, dans un champ abandonné sous différents couverts de végétation. Les résultats qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Pourcentage d'humidité

Couvert de végétation (n)	Moyenne \pm erreur type	
Sable nu (3)	9,20 \pm 0,58	a
Feuilles larges (4)	19,33 \pm 0,58	b
Feuilles étroites (4)	17,60 \pm 0,18	b
Ligneux (4)	16,99 \pm 0,76	b

Tableau 12 : Radiation photosynthétiquement active (P.A.R.) prise au sol et à 1,3 mètre du sol sous différents couverts de végétation d'un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1994. Les résultats de même colonne qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Couvert de végétation (n)	Radiation photosynthétiquement active (P.A.R.)		
	Moyenne \pm erreur type		
	Au sol		À 1,3 m du sol
	Couvert intact	Couvert enlevé	
Sable nu (3)	4700,0 \pm 50 a	4700,0 \pm 50 a	5025,0 \pm 0 a
Feuilles larges (4)	558,8 \pm 156 b	4226,3 \pm 49 b	4998,8 \pm 26 a
Feuilles étroites (4)	3236,3 \pm 617 a	4188,8 \pm 62 b	4953,8 \pm 52 a
Ligneux (4)	316,3 \pm 128 b	381,3 \pm 86 c	1655,0 \pm 917 b

des couverts de feuilles larges, feuilles étroites et enfin du couvert ligneux. La luminosité à 1,3 m du sol est significativement plus basse dans le couvert ligneux en comparaison avec les trois autres couverts (Anova, $p < 0,0001$ et Tukey, $p < 0,05$).

2.3.3 Biomasse

La litière a été récoltée dans des parcelles de 1 m² à l'intérieur de chacun des quatre couverts de végétation à raison de quatre répétitions par couvert. J'ai aussi récolté la biomasse aérienne de ces parcelles en la coupant le plus près possible du sol et en la séparant selon différents groupes : feuilles larges, feuilles étroites et ligneux. Tous ces échantillons ont été séchés à 85° C pendant au moins 48 heures, pour ensuite être pesés.

La quantité de litière au sol se répartit en trois groupes entre les quatre couverts de végétation (tableau 13). Le couvert sable nu contient significativement moins de litière que les autres couverts (Anova, $p < 0,009$ et Tukey, $p < 0,05$), tandis que le couvert ligneux en contient le plus et, les deux autres couverts sont intermédiaires.

Tableau 13 : Masse de la végétation séchée à 80° C pendant 24 heures ou plus sous différents couverts de végétation, dans un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1994. Les résultats de la même colonne qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Biomasse végétale					
Moyenne \pm erreur type (g/ m ²)					
Couvert de végétation (n)	Aérienne		Litière		Total
Sable nu (3)	2,0 \pm 1,6	a	13,3 \pm 5,1	a	15,4 \pm 6,8 a
Feuilles larges (4)	51,7 \pm 9,8	a	378,1 \pm 67,9	b	429,9 \pm 62,2 a
Feuilles étroites (4)	116,5 \pm 17,3	a	367,9 \pm 81,0	b	484,4 \pm 70 a
Ligneux (4)	832,1 \pm 198,3	b	802,1 \pm 66,5	c	1634,2 \pm 215,8 b

2.4 Sélection des espèces testées

Parmi le grand nombre d'espèces ligneuses susceptibles de venir coloniser le champ, j'ai sélectionné deux gymnospermes et deux angiospermes qui représentent les deux principaux groupes taxonomiques composant la forêt voisine. Leurs semences devaient être dispersées par le vent car ce mode de dispersion est très répandu et offre de bonnes possibilités aux semences de se retrouver dans le champ. De plus, pour chaque taxon, j'ai sélectionné une espèce avec de petites semences et l'autre avec de grosses semences puisque ce critère peut influencer les conditions de germination (Leishmann et Westoby 1994; Osunkoya *et al.* 1994)

En réponse à tous ces critères, j'ai sélectionné le pin blanc, l'érable rouge, l'épinette noire et le bouleau gris dont les graines pèsent respectivement 19,1; 18,4; 1,2 et 0,1 mg (Dombrowski 1995). Les caractéristiques de ces espèces sont présentées au tableau 14. De plus, chaque étape de la germination de ces espèces ou d'espèces voisines est dessinée à la figure 4.

Dans la forêt bordant le champ, le pin blanc a un âge moyen de 27ans (Duchaine 1995) et il commence à produire des graines à 15 ans (U.S.D.A. 1948). Le bouleau gris commence dès l'âge de huit ans à produire des semences (U.S.D.A. 1948) et, dans l'aire d'étude, il a en moyenne 34 ans. La forêt contient un bon nombre d'épinettes noires âgées entre 30 et 42 ans et la reproduction de cette espèce débute à 30

Tableau 14 : Caractéristiques de la germination et de la phénologie des quatre espèces ligneuses à l'étude.

	Nombre de graines par gramme	Substrat	Conditions optimales de germination		
			Température ° C	Durée du test (jours)	Autre directives
<i>Acer rubrum</i>	50	TB	20-30	21	45-60 jours au froid et à l'humidité
<i>Betula populifolia</i>	9380	P	20-30	21	Plus de 8 h de lumière
<i>Picea marianna</i>	890	TB	20-30	16	
<i>Pinus strobus</i>	60	TB, P	20-30	21	28-42 au froid (humidité) Plus de 8 h de lumière

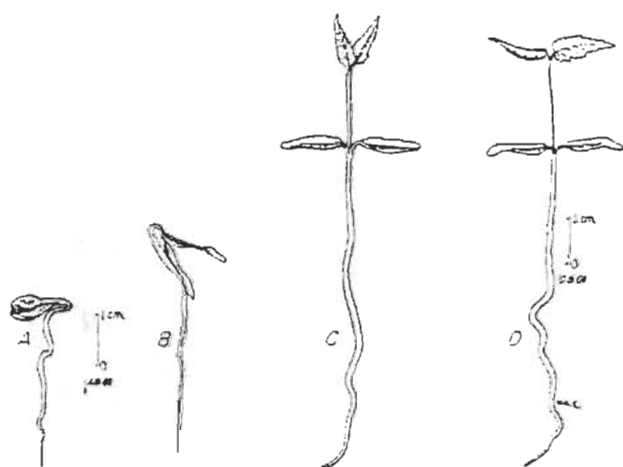
	Arrivée dans la succession	Age de la première reproduction commerciale (année)	Tolérance à l'ombre	Densité sec kg/m cube	Croissance moyenne 0-20 ans (mètres)
<i>Acer rubrum</i>	Intermédiaire	?	Tolérant	624,70	10,61
<i>Betula populifolia</i>	Pionnière	8	Très into.	576,65	12,12
<i>Picea marianna</i>	Intermédiaire	30-40	Tolérant	?	?
<i>Pinus strobus</i>	Intermédiaire	15-20	Tolérant	384,43	12,12

	Floraison	Maturation des fruits ou des cônes	Dispersion des graines	Période de germination en nature
<i>Acer rubrum</i>	avril-mai	mai-juin	mai-juin	Immédiate ou au printemps suivant
<i>Betula populifolia</i>	avril-mai	sept-oct	oct.-mi-hiver	Printemps suivant la dispersion
<i>Picea marianna</i>	mai-juin	sept.-déc.	octobre	Printemps ou été suivant la dispersion
<i>Pinus strobus</i>	mai-juin	août-sept de la 2 ^{ième} année	sept.-oct.	Printemps ou été suivant la dispersion

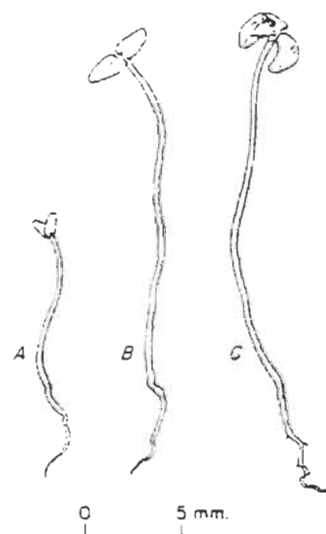
TB= dessus du buvard

P= trois épaisseurs de papier filtre

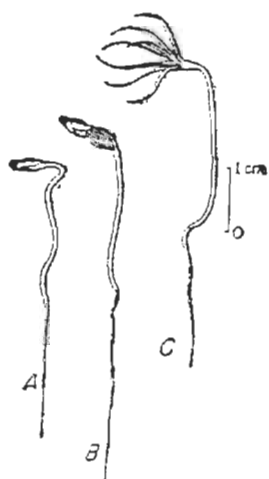
Références: U.S.D.A. 1948, Marie-Victorin 1964, Association of Official Seed Analysts 1988, Bell 1991, Sims 1990,



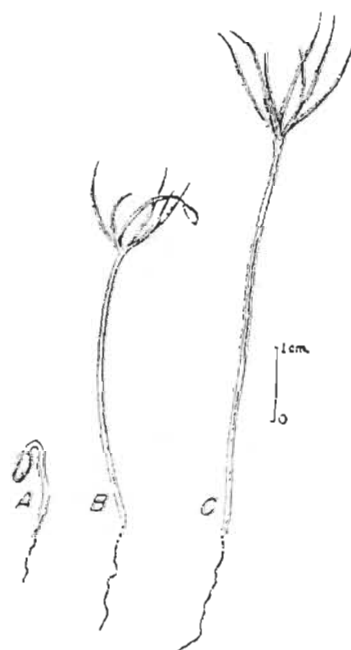
Acer rubrum : A, 1 jour; B, 2 jours;
C, 9 jours; D, 11 jours.



Betula populifolia: A, 1 jour; B, 10 jours;
C, 40 jours.



Picea pungens : A, 2 jours; B, 5 jours;
C, 7 jours.



Pinus resinosa: A, 1 jour; B, 7 jours;
C, 30 jours.

Figure 4 : Étapes de germination des quatre espèces à l'étude
ou d'espèces du même genre. Tiré de U.S.D.A. 1948.

ans (Sims *et al.* 1990). La quantité incroyable de samares qui jonchaient le sol de la forêt en juin 1994 ne laisse aucun doute quant à la reproduction de l'érable rouge. Ces résultats démontrent la possibilité que les semences des espèces sélectionnées se retrouvent naturellement dans le champ abandonné.

2.5 Récolte des graines

Je me suis procuré les graines de pin blanc et d'épinette noire au Centre de semences forestières de Berthier (Québec) parce que notre étude a débuté au printemps 1994 et que la dispersion des graines de ces espèces se produit à l'automne. Ces graines avaient été séparées de leurs ailes et entreposées au froid à 4° C pendant au moins 6 mois. Pour ce qui est du bouleau gris, nous avons récolté des graines qui persistaient encore sur les arbres en bordure du champ sélectionné le 10 mai 1994. Les graines d'érable rouge furent récoltées au Lac-à-la-Tortue le 20 juin 1994 à moins de 5 km de l'aire d'étude.

2.6 Tests de germination

On recommande d'effectuer les tests de germination en laboratoire sur 100 à 200 graines par espèce (Jutras et D'Aoust 1991). Une semence est considérée comme ayant germé avec l'apparition de n'importe quelle partie de l'embryon. Ce critère prévaut autant pour

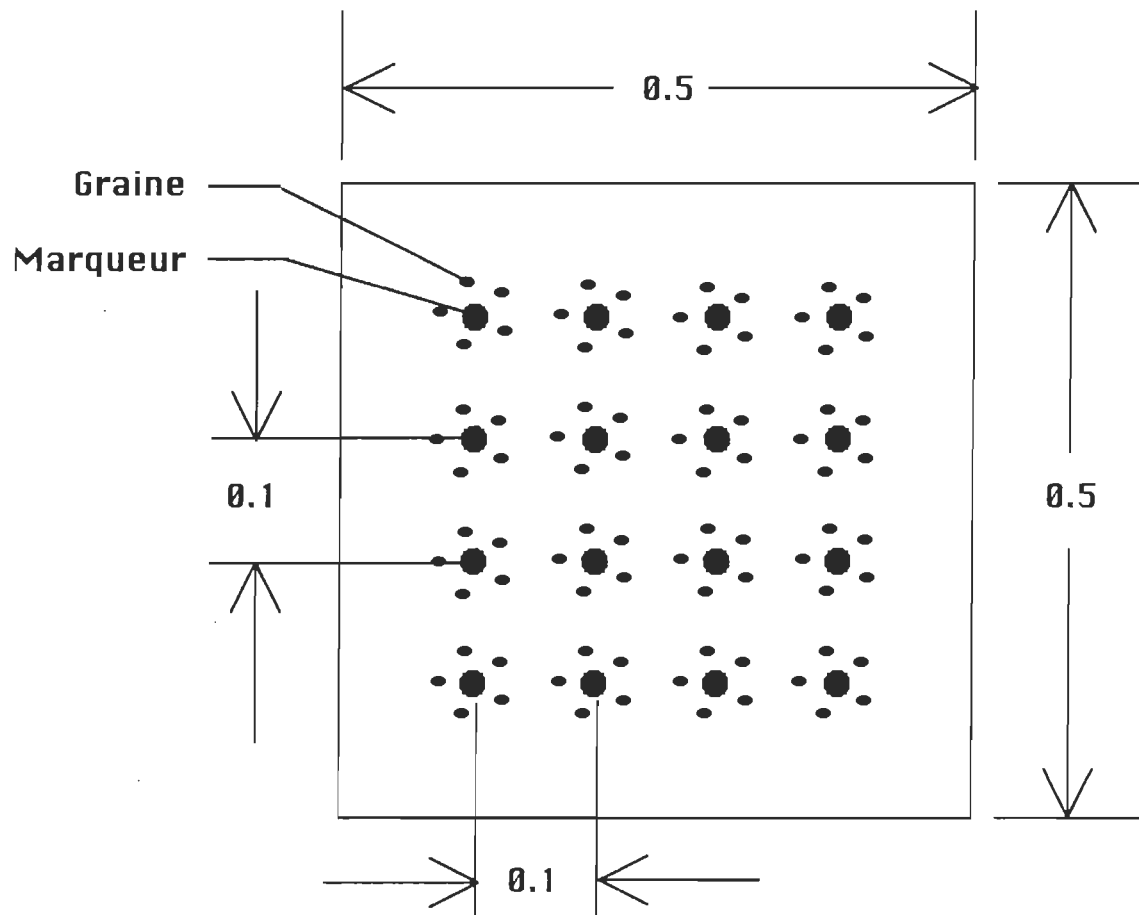
les tests en laboratoire que pour les tests au champ. J'ai donc fait quatre réplicats de 25 graines, pour deux conditions différentes, obscurité et photopériode de 16 heures, ce qui fait un total de 200 graines testées par espèce. Les graines ont été déposées sur un papier filtre imbibé d'eau, 100 graines ont été mises à l'obscurité tandis que les 100 autres ont été exposées à la lumière. La température est restée constante à 22° C sur une période de 30 jours. C'est ainsi que nous avons obtenu en laboratoire le taux de germination des quatre espèces sélectionnées, soit: érable rouge 6 %, bouleau gris 16 %, épinette noire 83 % et le pin blanc 56 %. La stratification au froid des semences d'érable rouge aurait probablement augmenté le taux de germination (Tremblay *et al.* 1995). La densité de semis utilisée sur le terrain a été ajustée en conséquence. Ainsi, j'ai semé deux fois plus de graines d'angiospermes que de gymnospermes.

2.7 Dispositif expérimental

Pour ne vérifier que l'effet du couvert végétal sur la germination et le succès des plantules d'arbres, j'ai enlevé l'effet de la prédation en insérant chaque dispositif à l'intérieur d'une cage à l'épreuve des petits mammifères granivores. Ainsi, tous mes dispositifs étaient à l'intérieur d'une clôture de broche galvanisée de 0,006 m. d'ouverture, de 0,45 m. de hauteur dont 0,10 m. dans le sol. Pour éviter que les semences ne soient dévorées par les oiseaux, le dessus des cages était recouvert d'un filet de plastique de 0,02 m. d'ouverture.

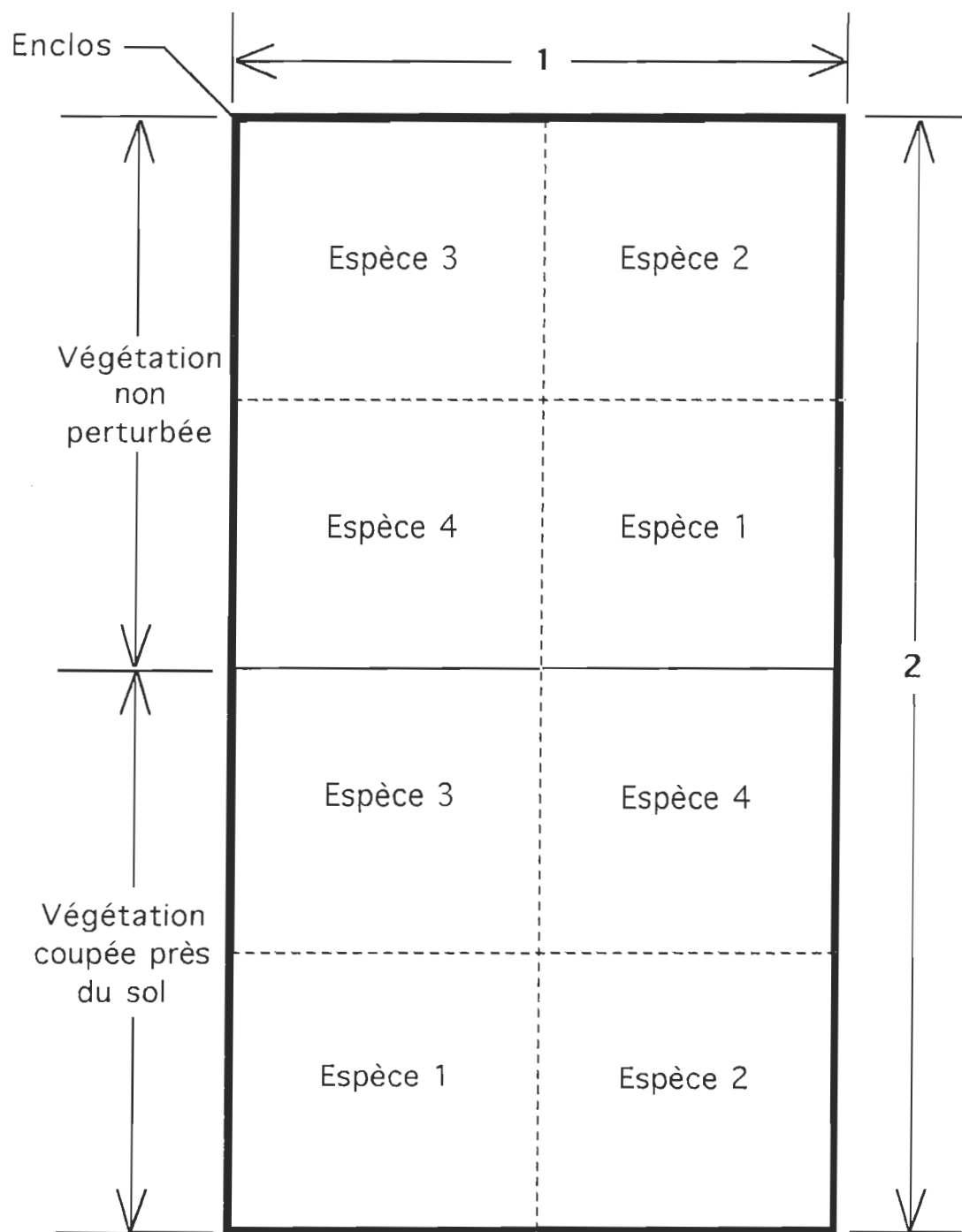
Chaque cage entourait deux secteurs de 1 m² chacun. Les graines étaient déposées dans la végétation naturelle et dans la végétation coupée le plus près possible du sol (figure 5). Ce dispositif était répété quatre fois par couvert de végétation et, quatre couverts de végétation seront étudiés pour un total de (4 X 4) 16 dispositifs expérimentaux.

Dans chaque cage, les quatre espèces à l'étude ont été distribuées au hasard, la surface occupée par chaque espèce étant de 0,25 m² par traitement. La densité de graines issues de la pluie de graines naturelles est très différente selon l'espèce, une espèce qui produit des petites semences en produit habituellement plus comparativement à une espèce qui produit des grosses semences (Schopmyer 1974). Le nombre de semences qui germent dans des conditions naturelles est habituellement très faible. Donc, le nombre de graines qui a été semé devait être élevé et tenir compte du pourcentage de germination obtenu en laboratoire. Ainsi, cinq graines par marqueur ont été utilisées pour les conifères (320 graines / m²) et dix pour les feuillus (640 graines / m²). J'ai donc utilisé 2560 graines de pin blanc et d'épinette noire (5 graines X 16 marqueurs X 2 traitements X 4 répliqués par couvert végétal X 4 couverts végétaux) tandis que j'ai utilisé le double de graines pour l'érable rouge et le bouleau gris soit 5120. Chaque graine germée a été identifiée à l'aide d'un marqueur de couleur. Un schéma du dispositif est présenté à la figure 6.



Note: Les mesures sont en mètres.

Figure 5: Disposition des graines d'une espèce à l'intérieur des dispositifs de chacun des blocs.



Note: Les mesures sont en mètres.

Figure 6: Dispositif utilisé pour vérifier l'effet du couvert végétal sur la germination et la croissance des jeunes plants de quatre espèces d'arbres.

En 1994 et 1995, chaque semaine de juin à septembre, j'ai compté le nombre de graines germées de chaque espèce. Dès leur apparition, la hauteur des jeunes plants a été mesurée à tous les mois.

2.8 Déplacement des semences à l'intérieur des dispositifs expérimentaux

Bien que chaque semence soit déposée à un endroit précis, les insectes, le vent ou la pluie peut la déplacer. Pour vérifier l'ampleur de ces déplacements, j'ai déposé dans chaque cage deux pétris contenant 5 semences de chaque espèce pendant la semaine du 13 juillet 1994 où il y a eu une forte pluie. Les pétris avaient été préalablement percés pour permettre l'écoulement de l'eau et recouverts de papier sablé pour imiter la texture du sol. À la fin de la semaine, j'ai compté le nombre de semences qui restait dans chaque pétri.

La figure 7 montre que les petites semences (bouleau gris et épinette noire) se déplacent significativement plus que les grosses semences (pin blanc et érable rouge) (Anova, $p < 0,0001$). Ainsi, aucune semence de bouleau gris, et en moyenne 0,36 semence d'épinette noire, n'est restée une semaine dans les pétris. Par contre, pour les grosses semences (pin blanc et érable rouge), il en restait au moins 2 par pétri, peu importe le couvert de végétation.

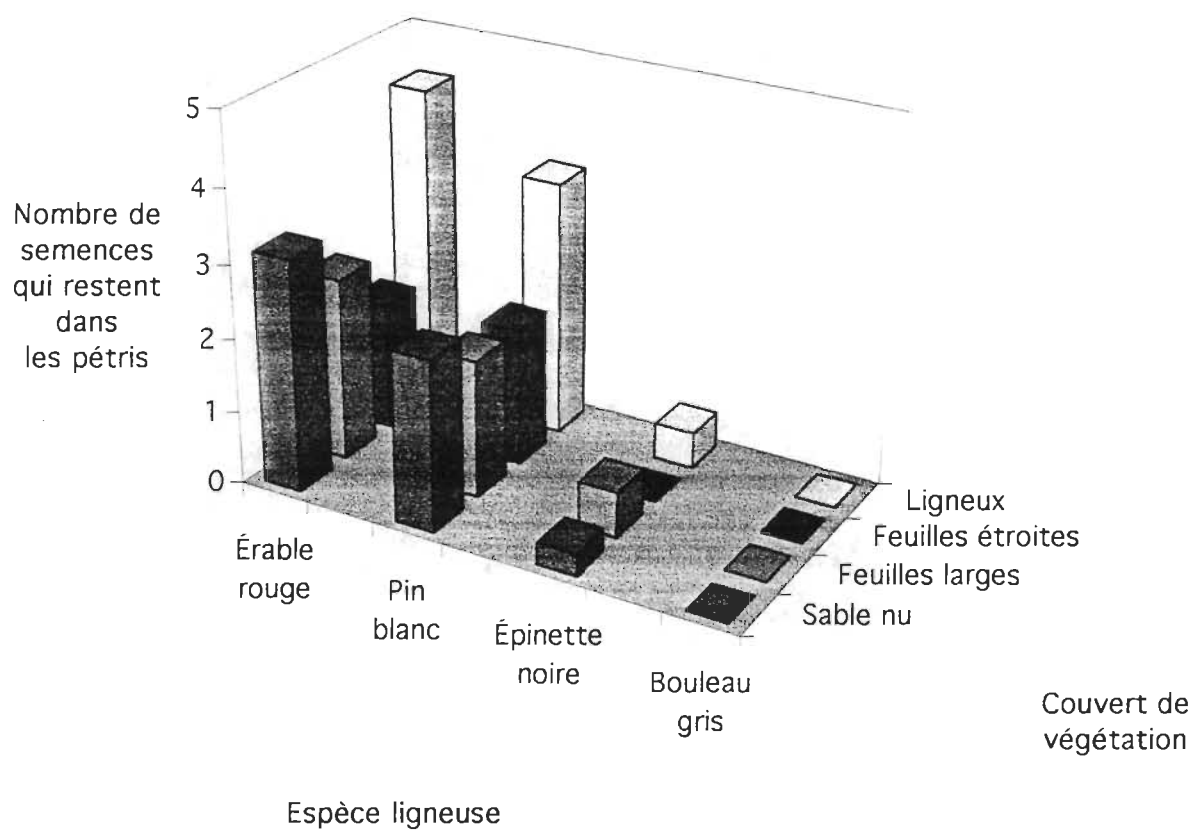


Figure 7 : Nombre moyen de semences qui restent dans les pétris, sur un maximum de cinq, après une exposition de cinq jours aux intempéries du terrain à Mont-Carmel en juillet 1994.

Puisque le pourcentage de germination du bouleau gris en laboratoire n'est que de 16 % et que la plupart de ses semences sont déplacées par le vent, j'ai abandonné cette espèce pour mon expérience sur le terrain et dans les statistiques.

2.9 Tests statistiques

Avant d'utiliser les tests paramétriques, les variances des données doivent être homogènes. Un test de Bartlett a été utilisé pour déterminer si les données répondaient à ce critère (Zar 1974). Quand les variances n'étaient pas homogènes, j'ai essayé diverses transformations mathématiques pour répondre à ce critère, mais lorsqu'il a été impossible d'obtenir l'homogénéité, alors j'ai utilisé des tests non-paramétriques comme celui de Kruskal-Wallis (Zar 1974).

Pour vérifier ce qui a influencé la germination, une analyse de variance à trois critères de classification (espèces, couvert de végétation et traitement) a été effectuée. Quand ce test a indiqué qu'il y avait des interactions entre les différents critères de classification, des analyses subséquentes pour chacun des critères ont dû être réalisées séparément. Quand ces comparaisons m'ont indiqué des différences significatives, j'ai vérifié quels groupes différaient des autres en utilisant le test à posteriori de Tukey (Zar 1974).

3.0 RÉSULTATS

3.1 Pourcentage de germination

La figure 8 montre que, dans les contrôles, le pourcentage de germination varie entre 0 et 50 %. Le couvert ligneux favorise la germination de toutes les espèces. L'épinette noire germe le moins bien sous le couvert feuilles étroites comparativement aux autres couverts de végétation. La germination du pin blanc croît avec la quantité de recouvrement. L'érable rouge ne germe pas dans le sable, peu sous les couverts feuilles étroites et feuilles larges, mais très bien sous le couvert ligneux.

Dans l'ensemble, les secteurs désherbés procurent une plus faible germination que les contrôles, et ce, pour toutes les espèces et sous tous les couverts de végétation. Pour les gymnospermes, le couvert de végétation ligneux semble favoriser la germination. Pour l'érable rouge, la germination est pauvre dans tous les secteurs désherbés.

Une analyse de variance à trois critères de classification (tableau 15) indique que le pourcentage de germination est significativement différent selon les espèces (Anova, $p < 0,033$), selon le traitement (Anova, $p < 0,0001$) et selon le couvert de végétation (Anova, $p < 0,0001$). Il y a également une interaction significative (Anova, $p < 0,025$) entre les différents critères de classification (espèces, traitement et couvert de végétation). Une interaction

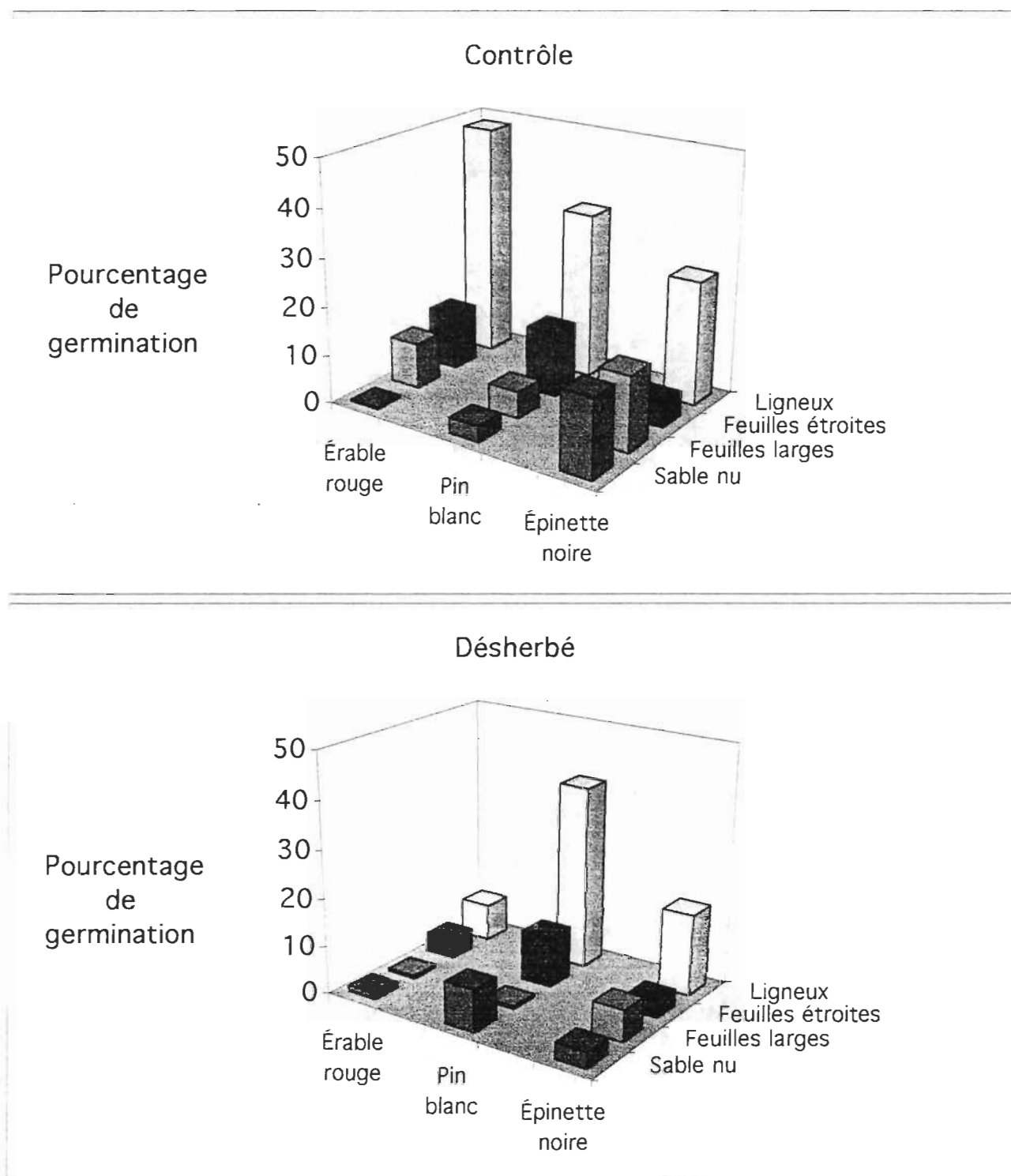


Figure 8 : Pourcentage de germination dans un champ abandonné de trois espèces ligneuses sous différents couverts de végétation et différents traitements en 1994 et en 1995 à Mont-Carmel.

Tableau 15 : Analyse de variance du pourcentage de germination en fonction du traitement, de l'espèce et du couvert de végétation, en 1994 et 1995 à Mont-Carmel.

Source de la variation	dl	F	p
Traitement	1	19,20	0,0001
Espèce	2	3,57	0,033
Couvert de végétation	3	36,88	0,0001
Traitement x espèce	2	3,60	0,033
Traitement x couvert de végétation	3	2,52	0,066
Espèce x couvert de végétation	6	4,35	0,001
Traitement x espèce x couvert de végétation	6	2,60	0,025

significative entre espèce et traitement (Anova, $p < 0,033$) indique que la germination de chacune des espèces est influencée de façon différente par le traitement. L'interaction entre espèce et couvert de végétation (Anova, $p < 0,001$) indique que la germination est influencée différemment par le couvert de végétation selon l'espèce. En conséquence, j'ai analysé chaque espèce séparément en fonction des critères de classification soit: l'espèce, le traitement et le couvert de végétation.

L'analyse individuelle de chaque espèce (tableau 16) indique que, pour l'épinette noire, le pourcentage de germination est influencé significativement par le traitement (Anova, $p < 0,008$). En fait, cette espèce germe mieux sous un couvert intact qu'en secteur désherbé (tableau 17). Le pourcentage de germination de l'épinette noire est significativement différent selon le couvert de végétation (Anova, $p < 0,001$): la germination en milieu ligneux est significativement la plus élevée (test de Tukey, $p < 0,05$).

Le taux de germination du pin blanc est affecté significativement par le couvert de végétation (Anova, $p < 0,001$) mais pas par le traitement (Anova, $p < 0,619$). Sous le couvert ligneux, la germination est trois fois plus élevée que sous les autres couverts de végétation (test de Tukey, $p < 0,05$) (tableau 18).

Le pourcentage de germination de l'érable rouge varie significativement selon le traitement (Anova, $p < 0,001$) et le couvert

Tableau 16 : Analyse de variance du pourcentage de germination en fonction du traitement et du couvert de végétation, en 1994 et 1995 à Mont-Carmel.

Source de la variation	Espèce						
	Épinette noire			Pin blanc		Érable rouge	
	dl	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>	F	<i>p</i>
Traitement	1	8,60	0,008	0,62	0,619	15,80	0,001
Couvert de végétation	3	7,30	0,001	25,97	0,0001	13,28	0,0001
Traitement x couvert de végétation	3	0,93	0,445	2,66	0,073	3,91	0,022

Tableau 17: Pourcentage de germination de l'épinette noire dans un champ abandonné à Mont-Carmel en 1994 et 1995, sous différents couverts de végétation. Les résultats de la même colonne qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Pourcentage de germination de l'épinette noire			
Moyenne \pm erreur type			
Couvert de végétation (n)	Contrôle	Dés herbé	Total
Sable nu (3)	15,8 \pm 8,4 a	3,3 \pm 1,7 a	9,6 \pm 4,7 a
Feuilles larges (4)	15,3 \pm 3,4 a	6,6 \pm 3,3 a	10,9 \pm 2,8 a
Feuilles étroites (4)	5,0 \pm 2,1 a	3,4 \pm 1,4 a	4,2 \pm 1,2 a
Ligneux (4)	25,6 \pm 7,7 a	16,9 \pm 1,9 b	21,3 \pm 4,0 b
Total	15,4 \pm 3,2	7,8 \pm 1,8	11,6 \pm 1,9

Tableau 18 : Pourcentage de germination du pin blanc dans un champ abandonné à Mont-Carmel en 1994 et 1995, sous différents couverts de végétation. Les résultats de la même colonne qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Pourcentage de germination du pin blanc			
Moyenne \pm erreur type			
Couvert de végétation (n)	Contrôle	Dés herbé	Total
Sable nu (3)	3,3 \pm 1,5 a	8,8 \pm 1,3 a	6,0 \pm 1,5 ab
Feuilles larges (4)	5,6 \pm 1,6 a	0,6 \pm 0,6 a	3,1 \pm 1,2 a
Feuilles étroites (4)	13,4 \pm 5,8 a	10,6 \pm 4,4 a	12,0 \pm 3,4 b
Ligneux(4)	34,4 \pm 6,7 b	38,4 \pm 8,3 b	36,4 \pm 5,0 c
Total	14,9 \pm 3,9	15,0 \pm 4,5	14,9 \pm 2,9

de végétation (Anova, $p < 0,0001$). Seulement 3,6 % des semences de cette espèce réussissent à germer dans les secteurs désherbés tandis que 18,6 % des graines germent dans les secteurs contrôles (tableau 19). La présence de végétation favorise la germination de l'érable rouge. Le couvert ligneux procure jusqu'à trois fois plus de succès germinatoire que les autres couverts de végétation (test de Tukey, $p < 0,05$).

3.2 Survie post germinatoire

La figure 9 montre le nombre de plants vivants, issus de 100 semences, qui restent après deux années de croissance. Sous couvert intact ligneux, le nombre de plants de pin blanc et d'érable rouge est supérieur au nombre de plants des autres couverts de végétation (Anova, $p < 0,03$; Tukey, $p < 0,05$). Il reste en moyenne moins de cinq plants d'épinette noire par réplicat, quel que soit le couvert de végétation. En l'absence de végétation (milieu désherbé), le nombre de plants de pin blanc est plus élevé sous le couvert ligneux que sous les autres couverts (Anova, $p < 0,0001$; Tukey, $p < 0,05$) et il est plus abondant que les autres espèces (Anova, $p < 0,002$; Tukey, $p < 0,05$).

La figure 10 montre le pourcentage de plants vivants qui restent sur 100 semences qui ont germé, deux années après avoir été semées. Le pourcentage de survie varie entre 0 et 92 %. Une analyse de variance à trois critères de classification démontre que le traitement

Tableau 19 : Pourcentage de germination de l'érable rouge dans un champ abandonné à Mont-Carmel en 1994 et 1995, sous différents couverts de végétation. Les résultats de la même colonne qui ont une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

Pourcentage de germination de l'érable rouge
Moyenne \pm erreur type (n)

Couvert de végétation (n)	Contrôle	Désherbé	Total
Sable nu (3)	0,4 \pm 0,2 a	1,3 \pm 0,4 a	0,8 \pm 0,3 a
Feuilles larges (4)	9,4 \pm 2,6 ab	0,5 \pm 0,3 a	4,9 \pm 1,1 a
Feuilles étroites (4)	11,7 \pm 2,9 ab	4,2 \pm 1,7 a	8,0 \pm 2,1 b
Ligneux (4)	48,3 \pm 18,9 b	7,8 \pm 1,5 b	28,0 \pm 11,6 c
Total	18,6 \pm 6,7	3,6 \pm 1,0	11,1 \pm 3,6

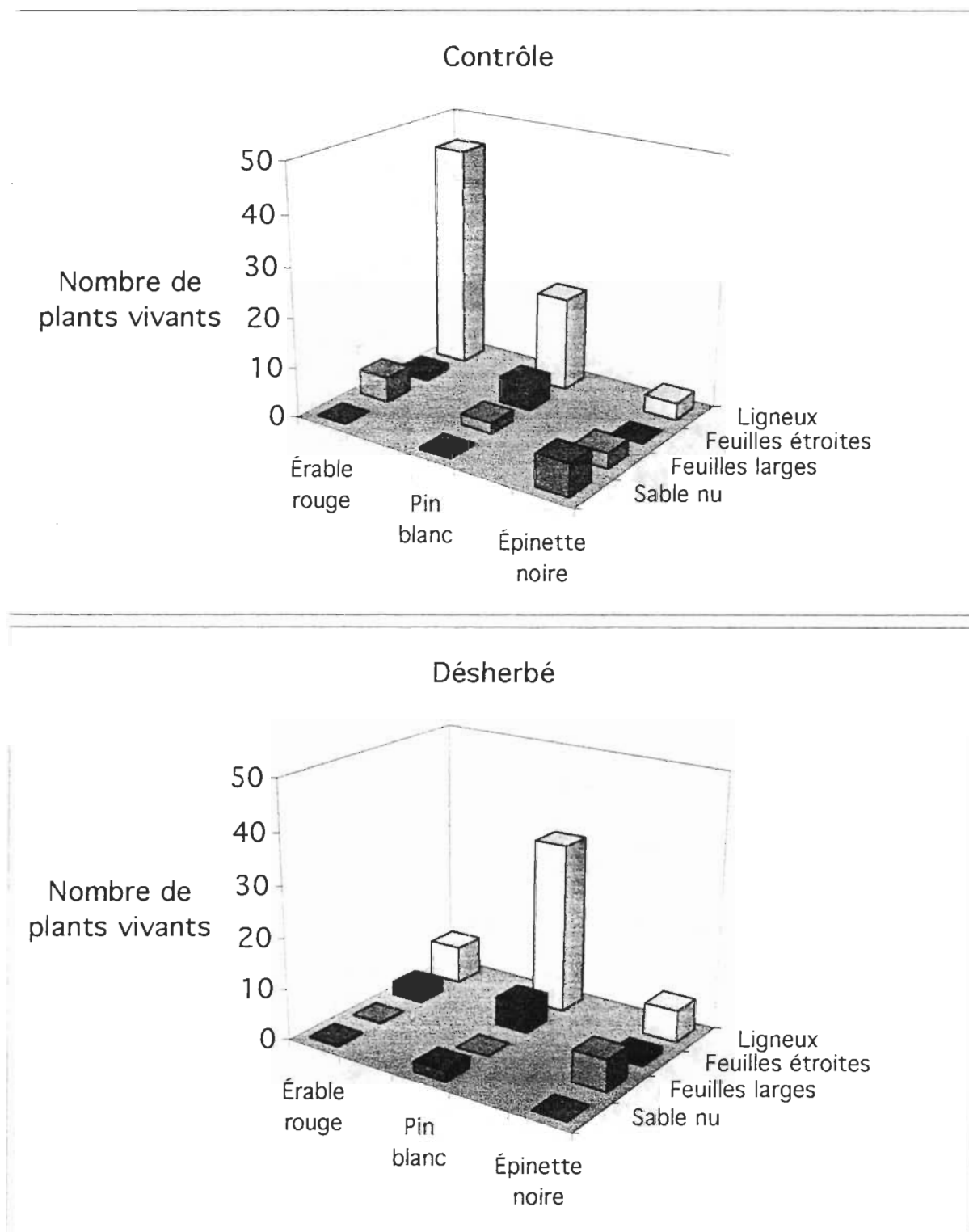


Figure 9 : Nombre de plants vivants, issus de 100 semences de trois espèces ligneuses après deux années de croissance dans un champ abandonné, en fonction de différents couverts de végétation et du traitement, à Mont-Carmel en 1995.

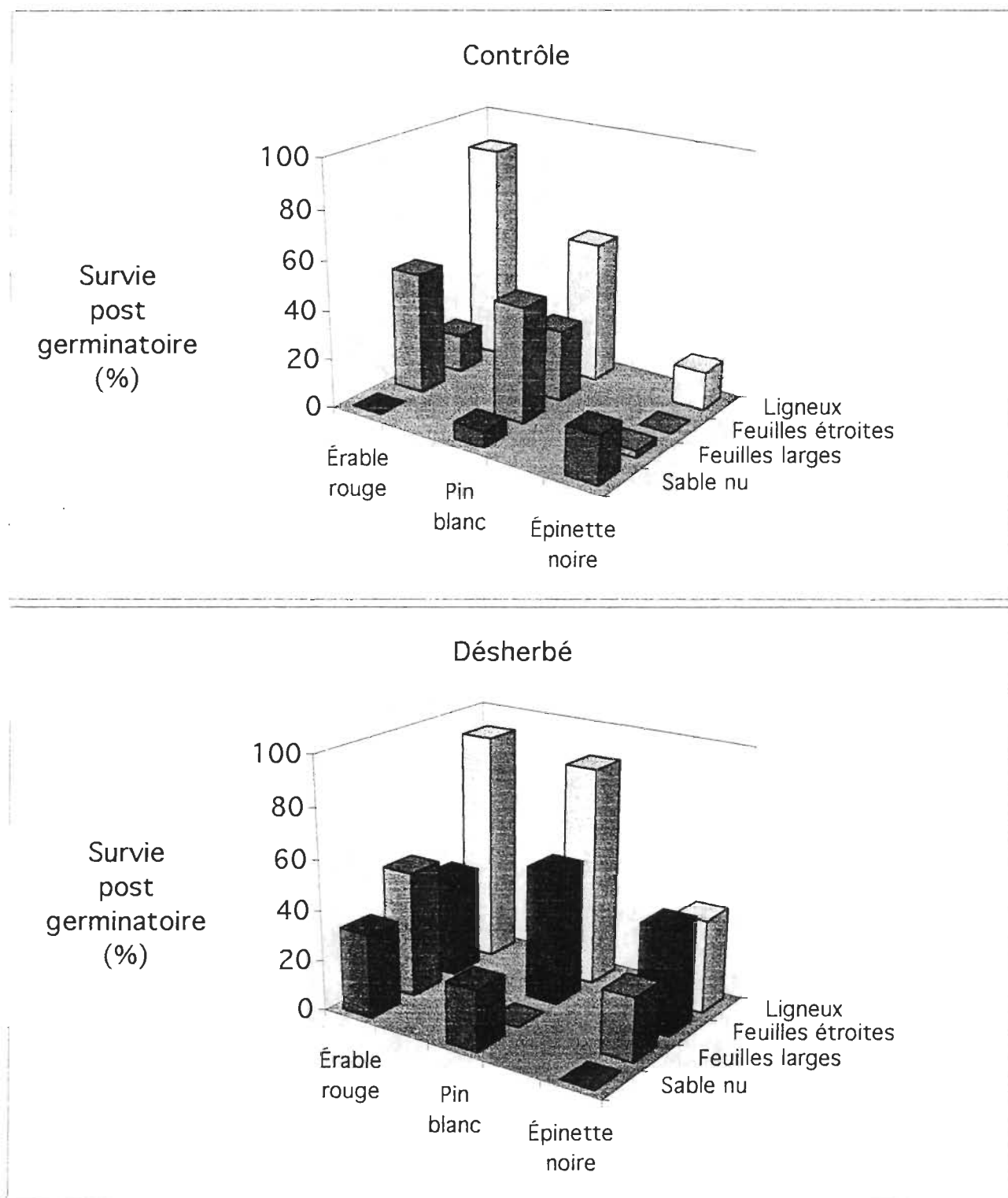


Figure 10 : Pourcentage de survie post germinatoire de trois espèces ligneuses, après deux années de croissance dans un champ abandonné, en fonction de différents couverts de végétation et du traitement, à Mont-Carmel en 1995.

n'a pas d'effet significatif sur la survie post germinatoire (Anova, $p < 0,81$) (tableau 20). Cependant, la survie post germinatoire est significativement influencée par le couvert de végétation (Anova, $p < 0,0001$) et par l'espèce (Anova, $p < 0,005$). Le pourcentage de survie de l'épinette noire est significativement plus faible que celui des autres espèces (figure 11) (Tukey, $p < 0,05$). Par ailleurs, le pourcentage de survie sous le couvert ligneux est significativement plus élevé que sous les autres couverts de végétation (Tukey, $p < 0,05$).

3.3 Hauteur des plantules

La hauteur de l'épinette noire est semblable dans les secteurs désherbés et dans les secteurs contrôles (figure 12). Le pin blanc est significativement plus haut là où la végétation a été enlevée (test de Student, $p < 0,05$). C'est l'érable rouge qui contient le plus de plantules, soit 324 dans les contrôles et 66 dans les secteurs désherbés. Cette espèce est significativement influencée par le traitement, car les plantules sont plus hautes dans les secteurs contrôles (test de Student, $p < 0,05$).

Tableau 20 : Analyse de variance du pourcentage de survie post germinatoire en fonction du traitement, de l'espèce et du couvert de végétation, en 1994 et 1995 à Mont-Carmel.

Source de la variation	dl	F	<i>p</i>
Traitement	1	0,03	0,81
Espèce	2	7,97	0,005
Couvert de végétation	3	26,02	0,0001
Traitement x espèce	2	0,94	0,817
Traitement x couvert de végétation	3	3,36	0,324
Espèce x couvert de végétation	6	3,36	0,157
Traitement x espèce x couvert de végétation	6	0,77	0,491

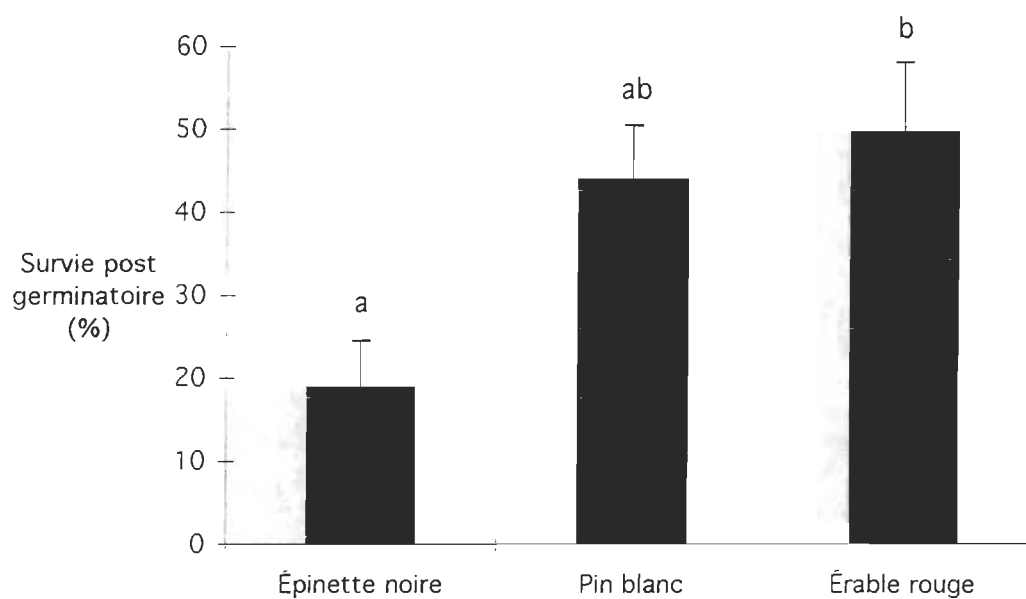
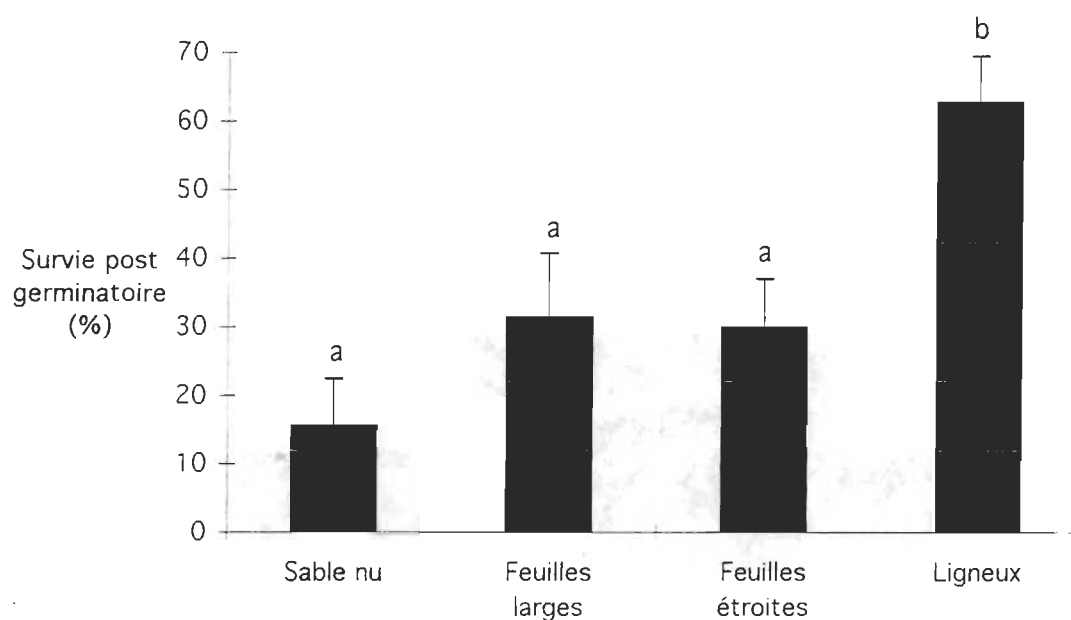


Figure 11 : Survie post germinatoire en fonction du couvert de végétation et de l'espèce dans un champ abandonné, à Mont-Carmel en 1995. Les résultats suivis par une lettre différente sont significativement différents (Anova et Tukey, $p < 0,05$).

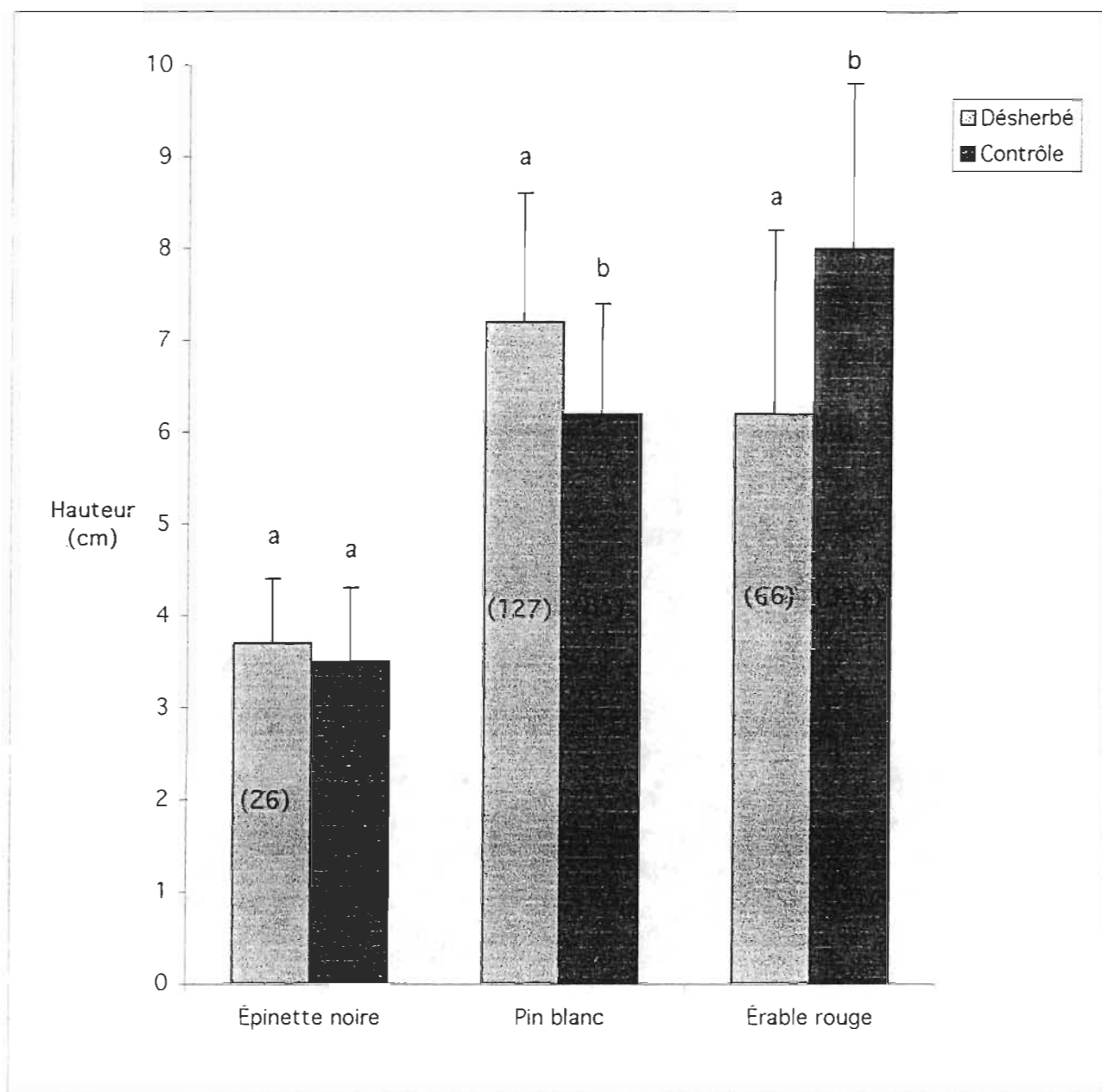


Figure 12 : Hauteur des plantules ligneuses le 11 août 1995 après deux saisons de croissance dans un champ abandonné à Mont-Carmel. Pour la même paire de colonnes, des lettres différentes indiquent une différence significative (test de t, $p < 0,05$), (n).

4.0 Discussion

4.1 Germination

Les mécanismes présentés par Connell et Slatyer (1977) suggèrent 3 voies possibles à la succession dans un champ déjà colonisé : les espèces en place peuvent faciliter, inhiber ou tolérer l'implantation de nouvelles espèces dans le milieu. Ils admettent également que chacune des voies peut s'appliquer au cours du cycle de vie de l'espèce recrutée. Ainsi, dans mon étude, une espèce peut être facilitée lors de sa germination, mais inhibée lors de sa croissance. On pourrait alors parler de l'effet net, c'est-à-dire l'effet cumulatif (germination, croissance, développement, etc.) de la végétation sur le recrutement. Pour inclure tout cela, il m'aurait fallu beaucoup plus de temps pour effectuer cette étude. Mes efforts se sont donc limités à la germination des semences de ligneux et à la survie des jeunes plants issus des semences sur une période de deux ans en tenant compte des couverts de végétation environnants.

Dans le site à l'étude, la probabilité de germination des semences d'arbres intermédiaires à la succession est généralement augmentée par la présence de la végétation, ce qui suggère la voie de la facilitation de Connell et Slatyer (1977). Selon Picket *et al.* (1987) et Gill et Marks (1991), on peut distinguer la facilitation directe et indirecte, la première réfère à une amélioration environnementale tandis que l'autre est causée par des dispersants, des mycorhizes ou

autres agents biologiques. Du point de vue environnemental, les principales différences entre le milieu désherbé et le milieu contrôle sont l'augmentation de l'intensité lumineuse, l'absence de litière et l'exposition du sol minéral. Toutes ces caractéristiques contribuent à diminuer la quantité d'humidité disponible pour la germination. Puisque l'imbibition est le processus physiologique précurseur à toute germination (Salisbury et Ross 1992), un manque d'eau pourrait causer une baisse de germination. Comme le milieu étudié est sablonneux, donc avec un bon drainage, tous les facteurs qui aident à augmenter la quantité d'humidité devraient contribuer à augmenter la germination des semences. Donc, en général, il semble que l'on observe de la facilitation directe de la présence de la végétation sur la germination des espèces ligneuses étudiées. Ces résultats sont semblables à ceux obtenus par De Steven (1991) et ceux de Gill et Marks (1990). La végétation en place crée des microsites humides favorisant la germination des espèces ligneuses dans les champs abandonnés.

Cependant, le pourcentage de germination varie considérablement entre les espèces étudiées. Le couvert de végétation facilite la germination de l'épinette noire et de l'érable rouge (facilitation Connell et Slatyer 1977) sans toutefois influencer celle du pin blanc (tolérance Connell et Slatyer 1977). Même si on a trois espèces intermédiaires de la succession, elles ne suivent pas la même voie de la théorie établie par Connell et Slatyer (1977).

L'épinette noire a des petites semences, comparée aux deux

autres espèces. Elle arrive au début ou dans un stade intermédiaire de la succession. Ses graines nécessitent un lit de germination organique ou minéral humide mais non-saturé d'eau et libre de compétition végétale (Sims *et al.* 1990). Toutefois, dans le champ étudié, c'est en présence de végétation que le pourcentage de germination est le plus élevé, probablement à cause de l'augmentation de l'humidité sous couvert de végétation. Ce n'est pas la luminosité qui influence la germination de l'épinette noire puisque, quand ses semences sont stratifiées, cas de l'expérience, elles n'ont pas besoin de lumière pour germer (Bell 1991). L'intensité lumineuse aurait pu agir indirectement par le niveau d'humidité. La quantité de litière peut aussi influencer l'humidité du substrat. Selon Jeglum (1984), la litière constitue un pauvre lit de germination pour l'épinette noire, puisque ses petites graines ont de la difficulté à la traverser et sont prédisposées à sécher. La dispersion des semences de l'épinette noire se fait au mois d'octobre et, à la même période, les arbres decidus perdent leurs feuilles. Donc, dans les forêts mixtes, les semences de cette espèce se retrouvent rapidement sous un couvert de feuilles qui les protège de la dessiccation. Dans un champ abandonné, la germination de l'épinette noire est augmentée là où il y a de la litière et de la végétation, ce qui laisse supposer que ces facteurs ont pu influencer la température et l'humidité du milieu de façon à améliorer la germination.

Le pin blanc est une espèce intermédiaire de la succession qui dure très longtemps relativement aux autres espèces à l'étude. Il a une tolérance moyenne à l'ombre (Chapeskie *et al.* 1989), germe

particulièrement bien sur un sol minéral humide pur ou mélangé avec de l'humus (Sims *et al.* 1990). La germination aurait donc dû être plus importante dans les secteurs désherbés où le sol minéral est exposé. Toutefois, l'exposition au sol minéral n'a pas fait augmenter le taux de germination du pin blanc, probablement à cause d'un effet combiné de l'humidité et de l'exposition du sol minéral. L'exposition du sol minéral améliore la germination tandis que le manque d'humidité empêche les graines de germer. Ainsi, ces deux effets combinés ont pu faire en sorte que la germination reste sensiblement identique dans les deux milieux (contrôle, désherbé).

L'érable rouge, espèce intermédiaire de la succession forestière (Houle 1994), prolifère habituellement dans les milieux humides frais ou marécageux, même si on la rencontre parfois en terrain sec (Lauriault 1987). Pour cette espèce, un sol minéral humide semble constituer un excellent lit de germination bien que la présence de litière n'inhibe pas la germination ou la survie des semis (Jobidon 1995). Durant mon expérience, le couvert de végétation a augmenté significativement le pourcentage de germination de cette espèce. Ceci supporte les dires de Jobidon (1994) que l'humidité est importante pour la germination de l'érable rouge. Néanmoins, ces semences n'ont pas été stratifiées et, certaines d'entre elles ont pu entrer en dormance. Pourtant, on rapporte que les semences d'érable rouge ne requièrent pas forcément de stratification pour germer et généralement elles germent immédiatement après la dispersion au printemps (Jobidon 1994). La dormance de cette espèce est induite par

un entreposage au froid et serait une réaction évolutive à l'incertitude environnementale (Jobidon 1994). Dans mon expérience, de nombreuses semences n'ont germé qu'un an après les semis, ce qui semble démontrer que des conditions de germination non favorables ont entraîné la dormance des graines. Par ailleurs, le nombre de graines qui ont germé la deuxième année est beaucoup plus important en présence de végétation. Donc, il se peut que le couvert de végétation ait aidé les semences d'érable rouge à survivre pendant l'hiver. La présence de litière augmente l'humidité du sol, c'est probablement ce qui explique la réussite de la stratification qui a permis la levée de la dormance surtout sous la végétation. Les autres milieux n'ont probablement pas conservé assez d'humidité pour stratifier les semences et inhiber la dormance, ou même protéger les graines du gel et de la dessiccation.

On constate donc que le pourcentage de germination varie considérablement avec le couvert de végétation. Cependant, le couvert ligneux a augmenté la germination de toutes les espèces. Sous ce couvert, la radiation photosynthétiquement active (P.A.R.) était la plus réduite et la litière était la plus abondante ce qui a pu empêcher la dessiccation des semences. La protection des semences par le couvert est un facteur important pour contrôler le pourcentage de germination dans le champ sec et sablonneux. Le bouleau gris servirait donc de plante-abri du moins pour la germination des espèces étudiées.

4.2 Survie post germinatoire

Dans cette étude, la probabilité de survie des plantules d'arbres intermédiaires à la succession n'a pas été influencée par la présence de la végétation. La réponse des plantules au traitement suggère la voie de la tolérance de Connell et Slatyer (1977), c'est-à-dire que les plantules tolèrent les conditions du milieu, peu importe que la végétation soit présente ou non. Selon Pickett *et al.* (1987) et Gill et Marks (1991), on peut distinguer la tolérance active ou passive, la première réfère à la tolérance physiologique d'une espèce à une faible quantité de ressources, tandis que l'autre est causée par des cycles vitaux différents (taux de croissance et longévité). Ici, il s'agit probablement de tolérance physiologique des espèces au milieu relativement pauvre.

En effet, le champ que j'ai sélectionné a été exploité pendant plusieurs années. Le travail mécanique du sol et un sol sablonneux augmentent le lessivage des éléments minéraux. Cette exploitation agricole a sans doute appauvri le sol et diminué les éléments minéraux essentiels à la croissance des plantes. Dans les milieux pauvres, on retrouve une plus grande diversité spécifique (Keddy 1989; Tilman 1982). Plus de 60 espèces végétales se sont établies dans le champ, comparé à 35 espèces, en début de succession, dans la région du Piedmont des Appalaches américaines qui est un milieu productif (Oosting 1942), ce qui suggère que le champ étudié est un milieu pauvre. Les études de Gurevitch (1986), Wilson et Keddy (1986) et

Werner (1990) démontrent que la compétitivité nette augmente suivant le gradient de productivité, ainsi, plus le milieu est pauvre plus la compétitivité nette diminue. La compétitivité nette est la somme de toutes les compétitions pour l'eau, la lumière, l'espace, les éléments minéraux, etc. Donc un milieu pauvre ou récemment colonisé est riche en espèces végétales puisqu'il n'y a pas ou peu de compétition qui nuise à l'établissement de nouvelles espèces. Dans le champ à l'étude, certains secteurs n'ont pas encore été colonisés, huit ans après son abandon. Cela peut s'expliquer par les effets résiduels des pesticides utilisés par le fermier ou par le milieu aride difficile à coloniser.

Dans les milieux pauvres, c'est la résistance d'une plante au milieu physique qui fait son succès plutôt que sa résistance à la compétition. Les espèces présentes dans le milieu acide, sablonneux et sec offrent peu de résistance à l'implantation de nouvelles espèces. En autant que les recrues résistent au milieu hostile, leur survie devient possible. Les plantules ligneuses semblent tolérer les conditions du milieu avec ou sans la végétation. Ces résultats diffèrent des travaux de Gill et Marks (1991) et De Steven (1991) dans des milieux plus fertiles où l'on observe une diminution de la survie des plantules (inhibition) en présence de végétation. Toutefois, Berkowitz *et al.* (1995) ont démontré que la survie de jeunes plantules d'arbres peut être facilitée par la présence de végétation surtout en périodes de sécheresse. Donc, la survie des plantules dans le champ peut être affectée par la compétition des espèces en place (effet négatif), mais ces espèces pourraient protéger les jeunes plantules de la sécheresse

(effet positif). Dans le milieu qui nous intéresse, ces deux effets, un positif et l'autre négatif, semblent s'annuler et provoquer un effet net de tolérance.

Le pourcentage de survie des plantules ligneuses varie selon l'espèce étudiée. L'épinette noire, avec ses très petites semences, a le taux de survie le plus faible. Sous la végétation, elle a probablement de la difficulté à percer la litière et ne peut capter assez de lumière pour survivre. Dans les milieux sans végétation, les jeunes plants de cette espèce ont tendance à sécher car les germes d'épinette noire sont très sensibles à la dessiccation (Arnup *et al.* 1988). Ces deux facteurs sont responsables du faible taux de survie de l'épinette noire, comparé au pin blanc et à l'érable rouge.

Également, le pourcentage de survie post germinatoire varie en fonction du couvert de végétation. C'est le couvert de végétation ligneux qui offre les meilleures conditions de survie pour toutes les espèces. En effet, la survie de toutes les jeunes plantules est améliorée par le couvert de bouleau gris, et ce couvert constitue un excellent abri pour les espèces intermédiaires de la succession (U.S.D.A. 1948; Marie-Victorin 1964). La luminosité au sol de ce secteur est semblable à celle sous couvert de feuilles larges et la texture du sol n'y est pas différente, ces facteurs n'expliquent donc pas le succès de survie des plantules sous couvert de bouleau gris. Toutefois, la luminosité à hauteur de poitrine est plus faible sous couvert ligneux, ce qui peut influencer la température et l'humidité au

sol. Le succès du pourcentage de survie de ce couvert de végétation est probablement causé par une modification au niveau des organismes, de la température et de l'humidité du sol. Aussi, il y a peut-être une modification au niveau de la disponibilité des éléments minéraux essentiels qui faciliteraient la survie des jeunes plantules.

La survie des jeunes plants d'épinette noire est augmentée dans les endroits où le couvert de végétation procure une ombre partielle qui réduit l'évaporation et améliore la température du lit de germination (Arnup *et al.* 1988). Le couvert ligneux était certes le plus ombragé de tous les couverts de végétation étudiés et c'est le secteur où la survie des plantules était la plus élevée. Small *et al.* (1971) constatent que la survie des jeunes plantules d'épinette noire la première année après l'abandon d'un champ est très faible car le déchaussement tue la majorité des plants mais la situation est grandement améliorée lorsqu'il y a un dépôt de litière sur le sol nu. Les milieux sans végétation se rapprochent des champs à leur première année d'abandon et j'ai effectivement observé de nombreux cas de déchaussement dans les secteurs où la végétation a été coupée (observation personnelle). Le déchaussement et la dessiccation des plantules d'épinette noire se produisent dans les sols de texture fine (Racey *et al.* 1989). Toutefois, j'ai observé de nombreux cas de déchaussement d'épinette noire dans un sol de texture sablonneuse. Le couvert de végétation ligneux protégerait les plants du déchaussement.

4.3 Hauteur des plantules

La hauteur des plantules est influencée par la qualité du sol, la physiologie de l'espèce et la quantité de lumière disponible (Crawley 1986). La hauteur est également influencée par la grosseur initiale des semences et la possibilité d'étiollement (Leishmann et Westoby 1994). Les plantules d'érable rouge étaient plus hautes sous les couverts de végétation. Cette espèce a de grosses semences et peut s'étioler. Ainsi, dans un milieu où il y a de la litière et peu de lumière, il semble que les plantules tendent à s'étirer le plus haut possible. Dans un milieu bien éclairé, l'érable rouge va attribuer son énergie initiale à d'autres parties et produira un plant plus court mais plus robuste. Contrairement à nos résultats, Horn (1985) a observé que des semis d'érable rouge ont une croissance proportionnelle à la quantité de lumière reçue et qu'une ouverture du couvert favorise leur développement. Dans le champ, d'autres facteurs ont régularisé la croissance de cette espèce pour les deux premières saisons de croissance. Une expérience à plus long terme aurait peut-être démontré les tendances observées par Horn (1985).

Il n'y a pas de différence significative de hauteur pour l'épinette noire entre les contrôles et les secteurs désherbés. Dans de bonnes conditions de croissance, un plant mesure entre 5 et 13 cm à la fin de la deuxième année de croissance (Arnup *et al.* 1988). L'épinette noire croît plus rapidement en pleine lumière mais peut survivre avec aussi peu que 10 % de lumière (Heinselman 1957). De plus, cette espèce

tolère un sol peu fertile et très acide (Bell 1991). En moyenne, les plants de cette espèce n'ont pas atteint 5 cm même en pleine lumière, peut-être à cause d'un manque d'azote, élément qui disparaît rapidement par lessivage dans un sol sablonneux. En effet, Arnup *et al.* (1988) ont montré que la croissance de l'épinette noire est directement reliée à la disponibilité en azote du sol. Dans des conditions difficiles, comme un champ sec et pauvre, il faudrait peut-être attendre encore quelques années pour observer une différence dans les hauteurs des plants entre les différents traitements.

Le sol pauvre, de type loam sableux, et sec du champ ne devrait pas nuire à la croissance des plantules de pin blanc. Effectivement cette espèce croît très bien dans un sol de type sable loameux frais (Stiell 1978) mais offre une piètre performance dans les milieux très secs (Leak *et al.* 1988). De plus, le pin blanc pousse bien dans un sol de fertilité moyenne à pauvre (Wide *et al.* 1965). Même avec seulement 25 % de lumière, le pin blanc peut croître en hauteur mais à un taux réduit (Lancaster et Leak 1978). Néanmoins, le diamètre du tronc et la biomasse des plants augmentent s'ils reçoivent toute la lumière (Chapeskie *et al.* 1989). Dans mes quadrats, les plantules de pin blanc sont effectivement plus hautes quand elles poussent dans les milieux sans végétation.

4.4 Succession

Pour qu'une espèce végétale puisse s'installer dans un nouveau milieu, ses semences doivent s'y rendre, germer et survivre. Fastie (1995) a démontré l'importance de la proximité de la banque de semences pour expliquer les différentes voies suivies par la végétation suite au retrait des glaciers en Alaska. Lorsque le champ a été abandonné, certaines conditions environnementales sont apparues pour quelques années et ont créé des conditions favorables à l'implantation de certaines espèces comme le bouleau gris. L'âge des bouleaux gris dans le champ montre qu'ils se sont installés sur une période de deux ou trois ans, dès l'année suivant l'abandon du champ (Duchaine 1995). Par la suite, pratiquement aucun bouleau gris n'a pu coloniser le milieu. Il s'agit d'un exemple du concept de fenêtre dans le temps, car tant que les conditions du milieu sont favorables, l'espèce avantagée est recrutée et, par la suite, il n'y a plus aucun recrutement de cette espèce. Donc, durant l'année de l'abandon du champ, il y a probablement eu une production suffisante de semences de bouleau gris, dispersées par un vent adéquat. Toutes ces conditions particulières ont fait en sorte que cette espèce domine une bonne partie du champ. Il n'y aurait donc pas seulement le cycle vital de l'espèce qui joue un rôle mais aussi la chance qui, cette fois, a privilégié le bouleau gris au détriment du peuplier ou de l'érable rouge.

L'inventaire du champ indique que des plantules de sapin baumier et d'érable rouge sont présentes sous le couvert de bouleau gris. Ceci

indique que les semences de ces espèces s'y sont rendues, et que les conditions ont été favorables à leur germination et à leur développement. Certes, la proximité de la forêt a rendu la dispersion possible, mais mon expérience démontre que le secteur ligneux du champ est beaucoup plus favorable que les autres à la germination et à la survie des espèces intermédiaires à la succession peu importe la densité de semence initiale. Toutefois, pour déterminer l'impact global d'un couvert de végétation dans la succession, il faut ajouter l'effet de la prédation des petits mammifères sur les semences ou sur les jeunes plants. En effet, Picket *et al.* (1987), De Steven (1991), Gill et Marks (1991), Myster et Picket (1993) et Vander Wall (1994) suggèrent que la prédation des semences et des jeunes plants par les petits mammifères est un facteur important à considérer dans l'étude de la succession. L'étude de Lauzière (1997), effectuée dans le même champ que mon étude, démontre que les semences de pin blanc et d'érable rouge se font dévorer davantage sous le couvert de bouleau gris en comparaison avec des secteurs herbacés adjacents. Ainsi, l'effet de facilitation de la germination et de la survie des semences pourrait être diminué par la prédation des semences.

L'étude d'un seul champ pendant deux ans n'est pas exhaustive et ne prétend pas tout expliquer sur la succession qui se produit dans la région. En effet, De Steven (1991) et Berkowitz (1995) ont obtenu des réponses différentes des plantes en fonction des années d'études. Ainsi, un printemps sec va favoriser certaines espèces tandis qu'un printemps humide en favorisera d'autres. Comme la densité de petits

mammifères et la quantité de semences produites par les arbres sont très variables d'une année à l'autre, elles auront également un rôle à jouer dans le recrutement d'une espèce dans le temps. Le rôle du hasard dans la succession est universellement admis (Crawley 1986), puisque nulle part on ne peut observer des densités en espèces identiques et qu'il n'y a pas de conditions identiques d'un site à l'autre. Ainsi, l'effet net d'un couvert de végétation sur la germination et la survie des plantules est très variable et ne peut être prédit avec certitude.

L'effet de facilitation de Connell et Slatyer (1977) peut être présent pour la germination et plus tard, le même couvert de végétation peut réduire la survie pour la même espèce. Donc, à chaque étape du cycle de vie des plantes, une voie différente de la théorie de Connell et Slatyer (1977) peut s'appliquer. Néanmoins le couvert de bouleau gris semble servir de plante-abri pour les espèces ultérieures de la succession. Finalement, tous les effets observés peuvent être spécifiques au champ sec ou à la température qui prévalait au début de mes expériences.

RÉFÉRENCES

- AGRICULTURE CANADA 1987. Le système canadien de classification des sols. Agriculture Canada. Direction générale de la recherche, Ottawa.
- ARNUP, R.W., B.A. CAMPBELL, R.P. RAPPER, M.F. SQUIRES, K.D. VIRGO, V.H. WEARN et R.G. WHITE 1988. A Silvicultural Guide for the Spruce Working Group in Ontario. Ontario Ministry of Natural Resources, Toronto.
- ASSOCIATION OF OFFICIAL SEED ANALYSTS 1988. Rules For Testing Seeds. éd. Loren Wiesner U.S. Department of Agriculture National Seed Storage Laboratory, Colorado.
- BARBOUR, M.G., J.H. BURK., W.D. PITTS 1987. Terrestrial Plant Ecology. The Benjamin/Cummings publishing Company Inc., Don Mills, Ontario.
- BASKIN, J.M. et C.C. BASKIN 1989. Physiology of dormancy and germination in relation to seed bank ecology, in Ecology of Soil Seed Banks (eds M.A. Leck, V.T. Parker et R.L. Simpson), Academic Press, New York.
- BELL, F.W. 1991. Critical Silvics of Conifer Crop Species and Selected Competitive Vegetation in Northwestern Ontario. Ontario Ministry of Natural Resources, Publication 4531, Sault Ste. Marie, Ontario.
- BERKOWITZ, A.R., C.D. CANHAM, et V.R. KELLY 1995. Competition vs. facilitation of seedling growth and survival in early successional communities. Ecology 76(4) : 1156-1168.
- BROWN, J. L. 1981. Les forêts du Témiscamingue, Québec Écologie et Photo-interprétation. Université Laval, Québec.

- CANADA, SERVICE DE L'ENVIRONNEMENT ATMOSPHERIQUE 1993. Normales climatiques au Canada: 1961-1990 : Québec. Programme climatologique canadien, Environnement Canada, Service de l'environnement atmosphérique, Ottawa.
- CHAPESKIE, D. J., D.F. GALLEY, J.R. MIHELL, N.W.QUINN, H.H. STRUIK 1989. A Silvicultural Guide for the White Pine and Red Pine Working Groups in Ontario. Ministry of Natural Resources, Ontario.
- CHRISTENSEN, N.L. et R.K. PEET 1981 Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont, in Forest Succession, Concepts and Applications. (eds D.C. West, H.H. Shugart et D.B. Botkin), Springer, New York.
- CLARK, J.S. 1990. Fire and climate change during the last 750 years in northwestern Minnesota. Ecological Monographs 60 : 135-159.
- CLEMENTS, F. E. 1916. Plant Succession. Carnegie Institute of Washington, Publication 242, Washington, D.C.
- CONNELL, J.H. et R.O. SLATYER 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist 111 : 1119-1144.
- CONSEIL DES PRODUCTIONS VEGETALES DU QUEBEC. COMMISSION DES SOLS. SECTION METHODOLOGIE 1993, Méthode d'analyse des sols, des fumiers et des tissus végétaux. Ministère de l'agriculture, des pêcheries et de l'alimentation, Québec.
- CRAWLEY, J.M. 1986. Plant Ecology. Blackwell Scientific Publications. London.
- DEACON, J. et N. LANCASTER 1990. Late Quaternary Palaeo-Environments of Southern Africa. Clarendon Press, Oxford.

- DE STEVEN, D. 1991a. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling emergence. *Ecology* 72(3) : 1066-1075.
- DE STEVEN, D. 1991b. Experiments on mechanisms of tree establishment in old-field succession: seedling survival and growth. *Ecology* 72(3) : 1076-1088.
- DOMBROWSKI, P. 1995. non publié. Effet du couvert végétal sur la prédation des semences forestières en champ abandonné. Séminaire BIO-1001 U.Q.T.R. Trois-Rivières.
- DUCHAINE, J. 1995. non publié. Succession forestière en champ abandonné: évaluation au moyen de structures d'âges. Séminaire BIO-1001 U.Q.T.R. Trois-Rivières.
- EGLER, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition - a factor in old field vegetation development. *Vegetatio* 4 : 412-417.
- FASTIE, L.C. 1995. Causes and ecosystem consequences of multiple pathways of primary succession at Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 76(6) : 1899-1916.
- GILL, D. S. et P.L. MARKS 1991. Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61(2) : 183-205.
- GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53 : 1-20.
- GLENN-LEWIN, D. C., R. K. PEET et T. T. VEBLEN 1992. *Plant Succession Theory and Prediction*. Chapman & Hall, New York, USA.
- GOLLEY, F.B. 1977. *Ecological Succession*. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. Pennsylvania.

- GRANDTNER, M.M. 1966. La végétation forestière du Québec méridional. Les Presses de l'université Laval, Québec.
- GRIME, J.P. 1979. Plant Strategies and Vegetation Processes. Wiley and Sons, Chichester.
- GUREVITCH, J. 1986. Competition and the local distribution of the grass *Stipa neomexicana*. Ecology 67 : 46-57.
- HAMELIN, J. 1976. Histoire du Québec. France-Amérique, Montréal.
- HARPER, J.L. et J. WHITE 1974. The demography of plants. Annual Review of Ecology and Systematics 5 : 419-463.
- HARPER, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.
- HEINRICH, D. et M. HERGT 1990. Atlas de l'écologie. Librairie Générale Française. France.
- HEINSELMAN, M.L. 1957. Silvicultural Characteristics of Black Spruce [*Picea mariana* (Mill.) B.S.P.]. U.S. Department of Agriculture, Minnesota.
- HEINSELMAN, M.L. 1973. Fire in the virgin forest of the Boundary Water Canoe Area, Minnesota. Quaternary Research. 3 : 329-382.
- HOBBS, R.J. et C.H. GIMINGHAM 1984. Studies on fire in Scottish heathland communities. II. Post-fire vegetation development. Journal of Ecology 72 : 585-610.
- HORN, J.C. 1985. Responses of understory tree seedlings to trenching. American Midland Naturalist 114 : 256-258.
- HOULE, G. 1994. Spatiotemporal patterns in the components of regeneration of four sympatric tree species- *Acer rubrum*, *Acer saccharum*, *Betula alleghaniensis* and *Fagus grandifolia*. Journal of Ecology 82.: 39-53.

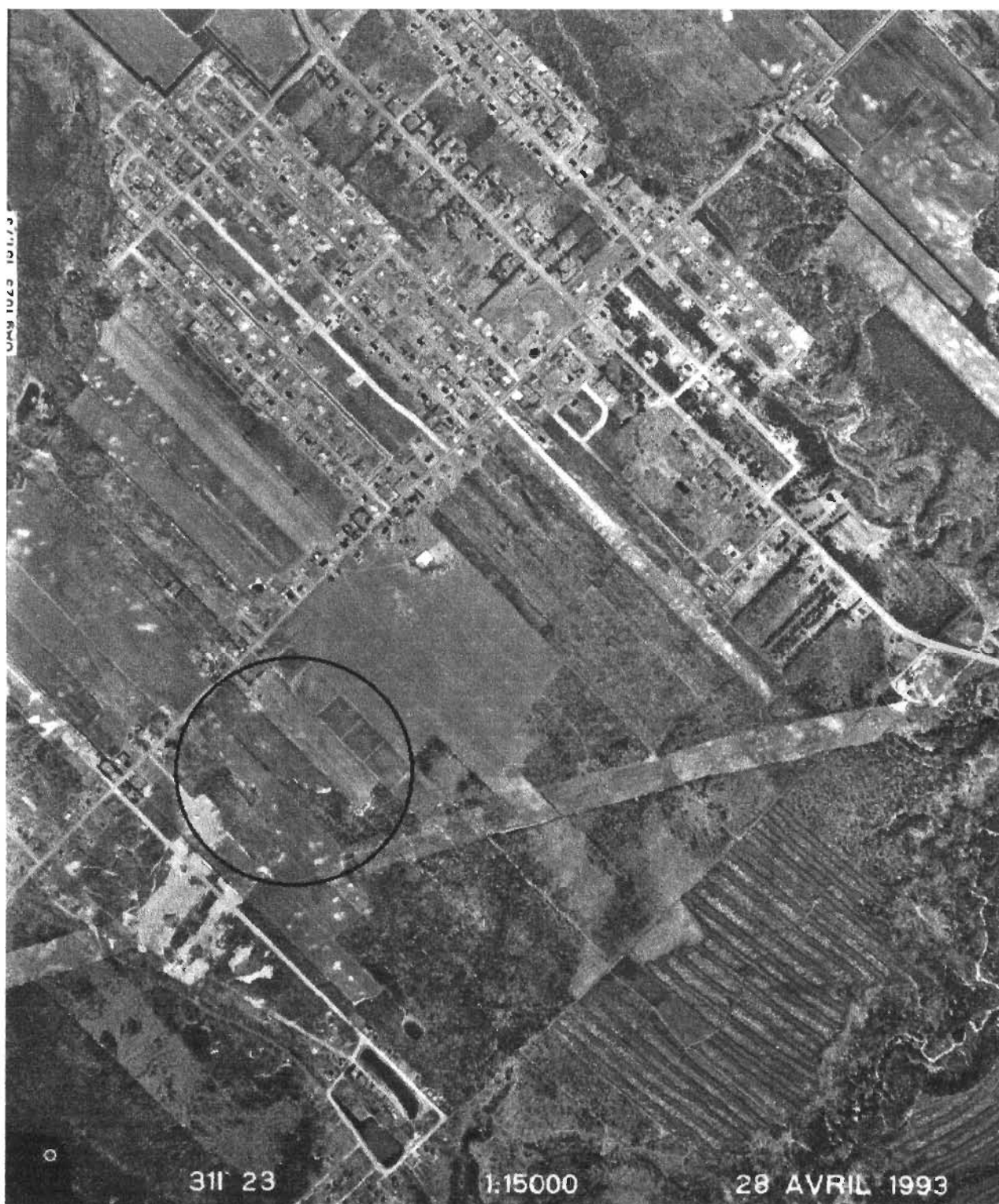
- HUNTLEY, B. 1990. European post-glacial forests: Compositional changes in response to climate change. *Journal of Vegetation Science* 1 : 507-518.
- IVERSEN, J. 1964. Retrogressive vegetational succession in the post-glacial forest in Denmark. *Journal of Ecology* 52 (Suppl.) : 59-70.
- JEGLUM, J. K. 1984. Strip Cutting in Shallow-Soil Upland Black Spruce near Nipigon, Ontario.IV. Seedling-Seedbed relationships. Canadian Forestry Service, Sault Ste. Marie, Ontario.
- JOBIDON, R. 1995. Autécologie de quelques espèces de compétition d'importance pour la régénération forestière au Québec. Gouvernement du Québec, Ministère des ressources naturelles, Direction de la recherche forestière, Québec.
- JUTRAS, P. et M. D'AOUST 1991. Test de germination et techniques de récolte et d'entreposage pour les plantes de couvert. Institut de recherche en biologie végétale, Montréal.
- KEEVER, C. 1950. Causes of succession on old fields of piedmont, North Carolina. *Ecological Monographs* 20 : 231-250.
- KEDDY, P. A. 1989. Competition. *Population and Community Biology Series*. Chapman & Hall. Ottawa.
- KOLLER, D. 1972. Environnemental control of seed germination. In *Seed Biology*. Academic Press, Inc. New York.
- KRAMER, J. P. et T. T. KOZLOWSKI 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, Inc. Orlando.
- LANCASTER, K.F. et W.B. LEAK 1978. A silvicultural guide for white pine in the Northeast. USDA Forestry Service, Nebraska.
- LARSON, D. 1994. Perdu dans le temps. *Biosphère* 10(4) : 42-46.

- LAURIAULT, J. 1987. Guide d'identification des arbres du Canada. éd. Broquet, Québec.
- LAUZIERE, P. 1997. Prédation des semences forestières dans un champ abandonné. Mémoire de maîtrise, U.Q.T.R. Trois-Rivières. (en rédaction)
- LEAK, W.B., D.S. SOLOMON et P.S. DEBALS 1988. Silvicultural Guide for Northern Hardwood Types in the Northeast (revised). U.S. Department of Agriculture, Forestry Service, Nebraska.
- LEISHMAN, M.R. et M. WESTOBY 1994. The role of large seed size in shaded conditions: experimental evidence. *Functional Ecology* 8 : 205-214.
- MACARTHUR, R.H. et E.O. WILSON 1967. *Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MARIE-VICTORIN 1964. Flore laurentienne, deuxième éd. Presses de l'Université de Montréal, Montréal.
- MINISTERE DE L'ENERGIE ET DES RESSOURCES DU QUÉBEC 1984. Normes d'inventaire forestier. Gouvernement du Québec, Québec.
- MINISTERE DE L'ENVIRONNEMENT ET DE LA FAUNE, M.E.F. 1995. Sommaire climatologique du Québec. Direction des réseaux atmosphériques, Gouvernement du Québec, Québec.
- MYSTER, R.W. et S.T.A. PICKETT 1993. Effects of litter, distance, density and vegetation patch type on postdispersal tree seed predation in old fields. *Oikos* 66 : 381-388.
- NIERING, W.A. et F.E. EGLER 1955. A shrub community of *Viburnum lentago*, stable for twenty-five years. *Ecology* 36 : 356-360.
- NIERING, W.A. et R.H. GOODWIN 1974. Creation of relatively stable shrublands with herbicide: arresting "succession" on rights-of-way and pastureland. *Ecology* 55 : 784-795.

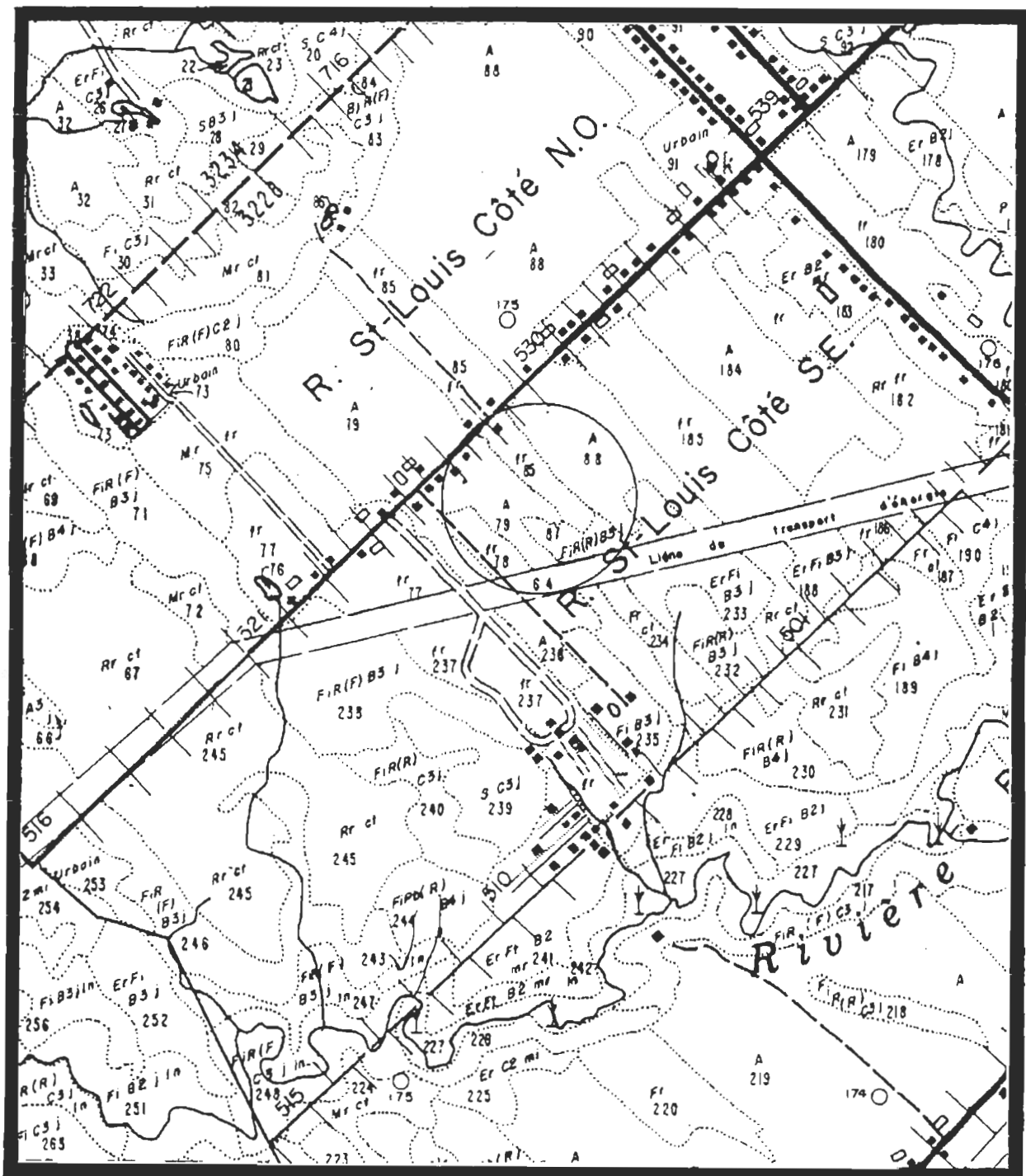
- OOSTING, H.J. 1942. An ecological analysis of the plant communities of Piedmont, North Carolina. *American Midland Naturalist* 28 : 1-126.
- OSUNKOYA, O.O., J.E. ASH, M.S. HOPKINS et A.W. GRAHAM 1994. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in northern Queensland. *Journal of Ecology* 82 : 149-163.
- PARENT, S. 1990. Dictionnaire des sciences de l'environnement. Broquet, Ottawa.
- PIELOU, E. C. 1991. After the Ice Age; the Return of Life to Glaciated North America. University of Chicago Press, Chicago.
- PICKETT, S.T.A. et P.S. WHITE 1985. The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Orlando.
- PICKETT, S.T.A., S.L. COLLIN et J.J. ARMESTO 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* 53 : 335-371.
- RACEY, G.D, T.S. WHITFIELD et R.A. SIMS 1989. Northwestern Ontario Forest Ecosysteme Interpretations. Ontario Ministry of Natural Resources, Sault Ste. Marie, Ontario.
- RAMADE, F. 1984. Éléments d'écologie. Écologie fondamentale. McGraw-Hill, Paris.
- RICE, E.L. 1984. Allelopathy. 2nd ed., Academic Press, Orlando.
- SALISBURY, F.B. et C.W. ROSS 1992. Plant Physiology. 4th ed. Wadsworth Publishing Company, Belmont, California.
- SCHOPMEYER, C.S. 1974. Seeds of Woody Plants in the United States. Department of Agriculture, Government Printing Office, Washington, D.C., USA.

- SIMS, R.A., H.M. KERSHAW et G.M. VICKWARE 1990. The Autecology of Major Tree Species in the North Central Region of Ontario. Ontario Ministry of Natural Resources, Publication 5310, Sault Ste. Marie, Ontario
- SLATYER, R.O. 1977. Les changements dynamiques dans les écosystèmes terrestres: modalités, techniques d'étude et applications à l'aménagement. Notes techniques du MAB 4, l'Homme et la biosphère par l'Unesco.
- SMALL, J.A., M.F. BUELL, H.F. BUELL et T.G. SICCAMA 1971. Old-field succession on the New Jersey Piedmont : the first year. William L. Hutcheson. Maine Forestry Bulletin 2 : 26-30.
- STAMP, N. E. 1989. Seed dispersal of four sympatric grassland annual species of *Erodium* . Journal of Ecology 77 : 1005-10020.
- STIELL, W.M. 1978. Characteristics of eastern white pine and red pine. In White and Red Pine Symposium. Canada-Ontario, Canadian Forestry Service, Great Lakes, Forest Research Centre, Ontario.
- TANSLEY, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology 16 : 284-307.
- TILMAN, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton, New Jersey. Princeton University Press.
- TILMAN, D. 1985. The resource-ratio hypothesis of plant succession. The American Naturalist 125 : 827-852.
- TILMAN, D. 1987. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. Ecological Monographs 57 : 189-214.
- TILMAN, D. et D. WEDING 1991. Dynamics of nitrogen competition between successional grasses. Ecology 72 : 1038-1049

- TREMBLAY, M.-F., Y. MAUFFETTE et Y. BERGERON. 1995. Germination response of northern red maple (*Acer rubrum*) populations. *Forest Science* 42 : 154-159.
- UNITED STATES DEPARTEMENT OF AGRICULTURE (U.S.D.A.) 1948. Woody-Plant Seed Manual. Miscellaneous Publication No. 654.
- VANDER WALL, S.B. 1994. Removal of wind-dispersed pine seeds by ground-foraging vertebrates. *Oikos* 69 : 125-132.
- WERNER, P.A 1990. The effects of vegetation and edaphic gradients on goldenrods (*Solidago* spp.) in virgin prairie and old-field habitats: A field experiment using clonal reciprocal transplants. *Ecological Monographs* 83 : 98-114.
- WERNER, P.K. et A.C. HARBECK 1982. The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields. *American Midland Naturalist* 108 : 124-132.
- WIDE, S.A., J.C. IYER. C. TANZER. W.L. TRAUMAN. et K.G. WATTERSON 1965. Growth of Wisconsin coniferous plantations in relation to soils. University of Wisconsin, Agriculture Experimental Station Research Bulletin 262.
- WHITTAKER, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23 : 41-78.
- WILSON, S.D. et P.A. KEDDY 1986. Measuring diffuse competition along an environmental gradient: results from a shoreline plant community. *American Naturalist* 127 : 862-869.
- YOUNG, J.A. et C.G. YOUNG 1986. Collecting, processing and germinating. *Seeds of Wildland Plants*. Timber Press, Portland, Oregon.
- ZAR, J.H. 1974. *Biostatistical Analysis*. Printice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey.



Annexe 1 : photo aérienne de 1993 incluant le champ abandonné à Mont-Carmel utilisé pour l'étude de la succession, au centre du cercle



ÉCHELLE = 1/20,000

metres 1000 500 0 1000 2000 metres

Annexe 2 : Carte forestière de 1976 incluant le champ abandonné à Mont-Carmel utilisé pour l'étude de la succession végétale, au centre du cercle.
(légende à la page suivante)

96

GOUVERNEMENT DU QUÉBEC

MINISTÈRE DES TERRES ET FORÊTS

DIRECTION GÉNÉRALE DES FORÊTS

SERVICE DE L'INVENTAIRE FORESTIER

CARTE FORESTIÈRE

PRINCIPAUX GROUPEMENTS D'ESSENCES

Résineux	R
Sapinière	S
Pessière	E
Pinède à pin blanc ou rouge	Pb
Pinède à pin gris	Pg
Cédaire	C
Prucheraie	P
Mélèze	Me
Feuillus d'essences intolérantes avec résineux	Fi R
Bétulaie à bouleaux blancs avec résineux	Bb R
Tremblaire avec résineux	Tr R
Feuillus d'essences intolérantes avec pin gris	Fi Pg
Feuillus d'essences intolérantes avec pin blanc	Fi Pb
Bétulaie à bouleaux jaunes et résineux	Bj R
Érable résineux	Er R
Mélange sur stations sèches	Ms
Mélange sur stations humides	Mh
Feuillus d'essences intolérantes	Fi
Bétulaie à bouleaux blancs	Bb
Tremblaire	Tr
Bétulaie à bouleaux jaunes	Bj
Érable	Er
Érable à bouleaux jaunes	Er Bj
Érable avec feuillus d'essences tolérantes	Er Ft
Érable avec feuillus d'essences intolérantes	Er Fi
Feuillus sur stations sèches	Fs
Feuillus sur stations humides	Fh
Plantation d'épinette de norvège	Ep O
Plantation de mélèze européen	Me U
Plantation de mélèze occidental	Me O
Plantation de mélèze japonais	Me J
Plantation de peuplier hybride exotique	Pe H
Plantation de pin sylvestre	Pi S
Plantation d'épinette blanche	Eb
Plantation de pin rouge	Pi R

ORIGINE

Friche	fr
Feu	br
Coupe totale	ct
Chablis total	cht
Épidémie sévère	es
Plantation	p

PERTURBATION

Coupe partielle	cp
Chablis partiel	ch p
Épidémie légère au moyenne	el
Brûlis partiel	br p
Plantation	p

ACCESSIBILITÉ

Inaccessible	in
--------------------	----

TERRAIN FORESTIER IMPRODUCTIF

Dénudé et semi-dénudé sec	
Dénudé et semi-dénudé humide	
Aulnaie	

TERRAIN NON FORESTIER

Rivière	
Ligne de transport d'énergie	
Agricole	

HAUTEUR

	70 pi	50 pi	30 pi	10 pi
DENSITÉ	TRÈS HAUT	HAUT	MOYEN	COURT
DENSE 80 %	A 1	A 2	A 3	A 4
NORMALE 60 %	B 1	B 2	B 3	B 4
MOYENNE 40 %	C 1	C 2	C 3	C 4
CLAIRE 25 %	D 1	D 2	D 3	D 4